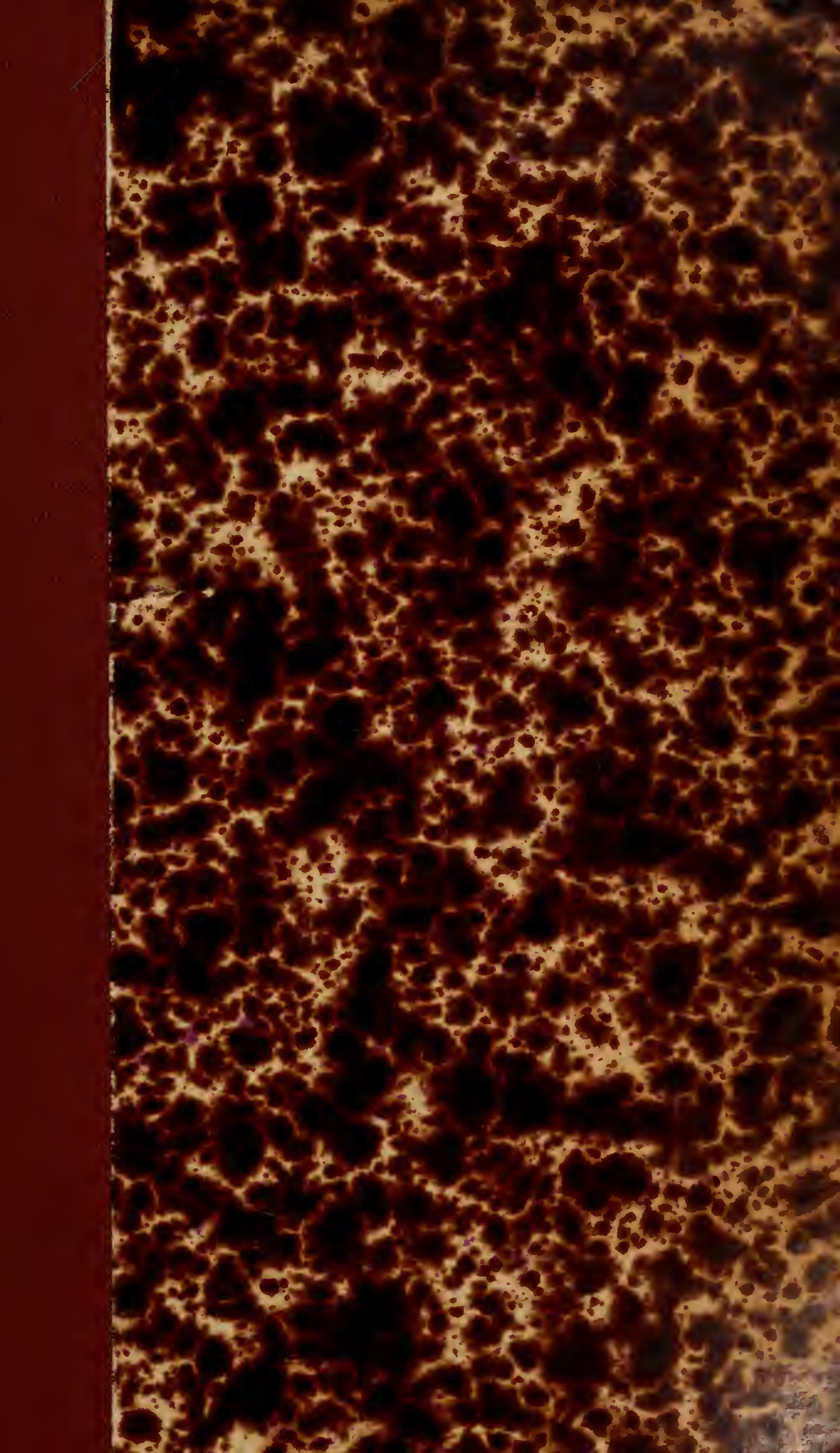
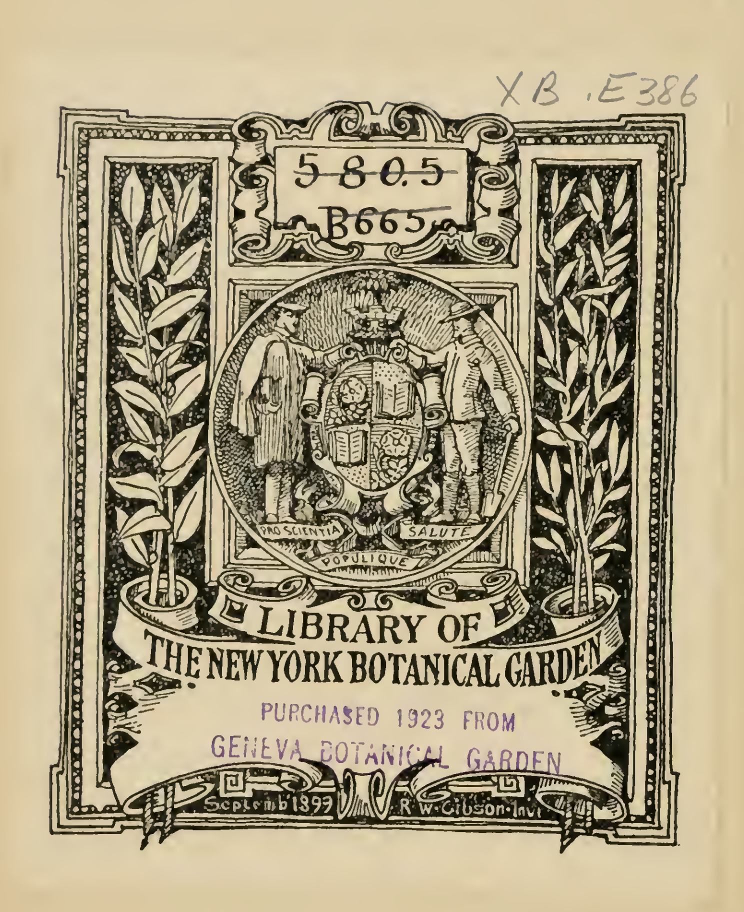



5805
B665
PRO SCIENTIA
SALUTE
POPULIQUE
LIBRARY OF
THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN
PURCHASED 1923 FROM
GENEVA BOTANICAL GARDEN
Septemb'1899
R. W. Gibson. Inv.

Beihefte

zum

Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Prof. Dr. O. Uhlworm und **Prof. Dr. F. G. Kohl**

in Berlin in Marburg.

Band XX.

Erste Abteilung:

Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Mit 13 Tafeln und 106 Abbildungen im Text.

1906
Verlag von C. Heinrich
Dresden-N.

Inhalt.

Beihefte

zum

Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Prof. Dr. O. Uhlworm und **Prof. Dr. F. G. Kohl**
in Berlin in Marburg.

Band XX.

Erste Abteilung:
Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Heft 1.

1906
Verlag von C. Heinrich
Dresden-N.

Inhalt.

Die Beiträge erscheinen in zwanglosen Heften im Umfange von ca. 35 Druckbogen für jeden Band. Preis des Bandes **M. 16.—**

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen oder direkt vom Verlage C. Heinrich, Dresden-N.

The nutritive relations of the surrounding tissues to the Archegonia in Gymnosperms.

By

M. C. Stopes, D. Sc., Ph. D.
Assistant Lecturer in Botany, University of Manchester,

and

K. Fujii, Ph. D.
Assistant Professor of Botany, Imperial University of Tokyo.

With plate I.

As regards the physiology of nutrition in the egg cells of Gymnosperms but little is to be found in the literature, but the socalled „protein vacuoles" and protein granules lying in the cytoplasm of the egg, have attracted the attention of various authors.

Hofmeister[1]) first called attention to the protein vacuoles under the name „Keimbläschen". He took them for cells formed by free cell formation and thought that from one of them the embryo arose. Schacht[2]) however recognised them as vacuoles and speaks of them in his text as „Scheinzellen (vacuolen)" and says (p. 399) that these structures „die ich nicht für wahre Zellen, sondern für Vacuolen oder Scheinzellen halte", have not the nature Hofmeister assigned to them. Strasburger[3]) also thought that they had the nature of vacuoles, and as they contained protein grains he spoke of them under the name „Eiweiss-Vacuolen". Goroschankin[4]) on the other hand says of these bodies that they „keine Vacuolen sind (wie Strasburger (sic) meint), sondern grosse Ähnlichkeit mit Zellkernen besitzen".[5])

---

1) Hofmeister, W., „Vergleich. Unters. d. Keimung etc. höherer Kryptog. . . . u. d. Samenbildung d. Coniferen". Leipzig 1851. p. 130—131 and 140.

2) Schacht, H., „Lehrbuch d. Anat. u. Physiol. d. Gewächse". Zweiter Teil. Berlin 1859. p. 398—400.

3) Strasburger, E., „Neue Untersuch. ü. d. Befruchtungsorg. b. d. Phanerog.". 1884. p. 50.

4) Goroschankin, J., „Ueb. d. Korpuskeln u. d. Geschlechtsprocess d. Gymnospermen". 1880.

5) Goroschankin, J., Ueb. d. Befrucht.-Prozess bei *Pinus Pumilio*. Strassburg 1883. p. 3.

Hirase[1]) having seen similar protein granules in the jacket cells and in the egg cells of *Ginkgo* thought that the protein in the egg came as such from the jacket cells, though he figured wide pits in the egg cell wall, each closed by a simple membrane. In *Cycas* Ikeno[2]) thought that the nuclei of the jacket cells become homogeneous and break off part of their substance which enters the egg cell. As he did not observe the "sieve" perforations in the egg cell wall described by Goroschankin he holds the view that there is a wide, open communication between the egg cell and the sheath cells through which he figures this protein substance passing.

Blackman[3]) and, at one time Chamberlain[4]), followed Strasburger's view and considered the „Hofmeister Körperchen" to be merely protein vacuoles.

Arnoldi[5]) investigated the origin of these bodies in the Abietineae, concluding that they are the nuclei of the jacket cells which have passed bodily into the egg. According to him these nuclei are replaced in the jacket cells by others coming in from the surrounding endosperm cells. In *Cephalotaxus* and *Dammara* he describes protein originating in the nuclei of the sheath cells and passing into the egg. He brings together a series of Gymnosperms and states that in all cases the protein vacuoles and granules in the egg arise directly or indirectly from the nuclei of the jacket cells. Arnoldi's results however have not been confirmed by Murril[6]) in *Tsuga*, Ferguson[7]) in *Pinus*, Miyake[8]) in *Picea* and *Abies*, Land[9]) in *Thuja*, or Sludsky[10]) in *Juniperus*, and were even denied by Strasburger[11]).

---

[1]) Hirase, S., „Etudes s. l. fécondation et l'embryolog. d. *Ginkgo biloba*. (Journ. of the Coll. of Sci. Imp. Univ.". Tokio. Vol. VIII. 1895. Plate XXXI, fig. 6 and p. 12.)

[2]) Ikeno, S., „Untersuch. ü. d. Entwick. . . . b. *Cycas revoluta*". (Jahrb. f. wiss. Bot. XXXII. 1898. p. 557—600. Plate 8 fig. 7b.)

[3]) Blackman, V. H., „The cytolog. features of fertiliz. and related phenom. in *Pinus sylvestris*". (Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. Ser. B. 190. 1898. p. 395—642. see p. 417.)

[4]) Chamberlain, C. J., „Oogenesis in *Pinus Laricio*". (Bot. Gaz. 27. 1899. p. 268 to 280. see p. 273.)

[5]) Arnoldi, W., „Beit. z. Morph. d. Gymnosp.". IV. (Flora. Bd. 87. 1900. see p. 4.)

[6]) Murril, W. A., „The develop. of the Archeg. and fertiliz. in the Hemlockspruce *(Tsuga canadensis)*. (Ann. of Botany. 14. 1900. p. 5—83.)

[7]) Ferguson, M. C., „Contrib. to the know. of the life hist. of *Pinus*". (Proc. of the Washington Acad. of Sci. Sept. 1904. Vol. VI. p. 1—202. see p. 104.)

[8]) Miyake, K., „On the develop. of the sexual organs and fertiliz. in *Picea excelsa*". (Ann. of Bot. 17. 1903. p. 351.) „Contrib. to fertiliz. and embryog. of *Abies balsamea*". (Beiheft. z. Bot. Centralbl. 14. 1903. p. 134.)

[9]) Land, W. J. G., „A morph. study of Thuja". (Bot. Gaz. 1902. p. 249—258.)

[10]) Sludsky, N., „Ueber d. Entwicklungsgeschichte d. *Juniperus communis*". (B. d. D. Bot. Ges. Bd. 23. 1905. Heft 5. p. 214.)

[11]) Strasburger, E., „Ueber Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen". (Jahrb. f. wiss. Bot. Vol. 36. 1901. p. 550—552.)

Coker[1]) in his work on *Taxodium* described fragmentation of the jacket cell nuclei and favoured Ikeno's and Arnoldi's views that the protein vacuoles appearing in the egg cell originate from their substance which passes in through the pitted egg cell wall. Coulter and Chamberlain[2]) in their recent book assume the proteid vacuoles to be nuclei.

Smith[3]) in *Zamia floridana* called the main pit filling cytoplasm on the side of the egg which is very granular „haustoria" to which she ascribed pumping action and periods of accumulation, discharge, and exhaustion in the process of absorbing food. Stating however at the same time „No sieve plates or similar structures as described by Goroschankin were observed in any of the preparations", she drew all her figures with the pits between the egg and jacket cells as simple broad open communications.

Stopes[4]) figured simple closed pits in *Zamia muricata*; and in the course of work on many species of Cycads found no case of the fragmentation or wandering of the nuclei of the jacket cells, but supported Hirase's results for *Ginkgo* rather than Ikeno's for *Cycas* in regard to the protein granules in the egg.

Ferguson[5]) in her monograph on *Pinus* used the term "nutritive spheres" in place of "proteid vacuoles" and suggested the theory that the nucleoli of the jacket cells and egg cells have somewhat the nature of plastids and manufacture "secondary nucleoli" which "become diffused throughout the nucleus, from which they pass, probably in solution, into the egg cytoplasm. Here they are again differentiated, and by a gradual development give rise to the „proteid vacuoles" or nutritive spheres of the oosphere". In Mottier's[6]) summary of the whole subject, he states the views of various authors, and questions the fact that „the material should pass over bodily into the egg cell" as being „an extraordinary mode of passage of foodstuffs".

Treub's[7]) original figures of the thickened membrane of the Cycad archegonia shewing a closing membrane across simple pits between the egg and the jacket cells, and Goroschankin's sieve-like communications are in general overlooked by recent workers, with the result that many consider that protein in solid or semi-solid form, or even complete nuclei, may enter the egg cell. On the other hand, Ferguson failed to observe even the larger pits in *Pinus* and so favours the view that in this case only soluble

[1]) Coker, W. C., „On the gametophytes and embryo of *Taxodium*". (Bot. Gaz. Vol. 36. 1903. p. 25.)

[2]) Coulter, J. M., and Chamberlain, C. J., „Morph. of Spermatophytes. Part I. Gymnosperms". New York 1901. p. 22 and 88.

[3]) Smith, I. S., „Nutrition of the egg in *Zamia*". (Bot. Gaz. Vol. 37. 1904. p. 347.)

[4]) Stopes, M. C., „Beitr. z. Kennt. d. Fortpflanz. d. Cycadeen". (Flora. Bd. 93 1904. p. 479. fig. 16.)

[5]) Ferguson, M. C., loc. cit. p. 104 and 107.

[6]) Mottier, D. M., „Fecundation in plants". Washington 1904. see p. 44.

[7]) Treub, M., „Recherches s. l. Cycadées". (Ann. d. Jard. d. Buitenzorg. Vol. IV. see figs. 7 and 8 pl. II.)

food enters. Our work has impressed on us the remarkable uniformity in the structure of the thickened wall in all the Cycads, *Ginkgo*, and *Pinus* in which the big pits are closed by a final lamella which can normally only allow soluble or semi-soluble food to pass.

All recent workers appear to unite in turning finally to the nuclei of the jacket cells as the factory of protein nourishment for the egg cell, and do not carry the question further. Thus ignoring the possible activities of the jacket cells themselves and their work as agents between the original supply of various food substances and the growing egg in which the food is required in a form available for immediate utilization.

Materials and their treatment.

In the course of our investigations up to the present we have examined the following species: *Cycas Beddomei, C. circinalis, C. Normanbyana, C. revoluta,* and *C.* sp.?, *Zamia floridana, Z. integrifolia, Z. muricata* and *Z.* sp.?, *Ceratozamia fusco-viridis, C. mexicana, C. Miqueliana, Macrozamia Preissii, M. spiralis, Encephalartos Hildebrandtii, E. horridus, E. Lehmanni* and *E.* sp.?, *Dioon edule, Stangeria schizodon, Ginkgo biloba, Pinus Cembra, P. montana, P. Pinea* and *P. sylvestris*.

In this first part of our work we have used for fixing Flemmings strong solution diluted with an equal volume of water; Alcohol acetic; Chrom-acetic; and various strengths of Alcohol alone. In the case of the Cycads the best preservation of the structure of the egg cytoplasm without shrinkage was observed after using 90 % alcohol, fixing the whole seed even when the stone layers had considerably hardened. For digestion experiments with pepsin also 90 % alcohol proved to be the best fixative. With Flemming's fixative we found that a very strong reducing substance present in the tissues caused excessive deposit of reduced osmium, and the results were not always satisfactory. With *Pinus*, particularly *P. Cembra*, where the endosperm is very large, we got excellent preservation of the structure of the egg cytoplasm by separating the endosperm from the integuments and nucellus, fixing in 30 % Alcohol and then slowly transferring to higher percentages of alcohol.

We also always examined fresh material whenever it was possible, for many of the substances which are important in the process of nutrition such as oxydases, sugars etc., cannot be dealt with in fixed material.

For paraffin embedding we used Cedar oil chiefly (sometimes chloroform) between the Absolute Alcohol and paraffin. Microtome series were stained with Flemmings triple stain, acetic methyl green (with or without the addition of Sodium sulphate) Congo red, ruthenium red, and other stains, or treated with aqueous solution of iodine, alcoholic solution of iodine in potassium iodide, Millon's reagent, or Chlorzinc Iodine as the case demanded. Microtome

series treated with Iodine yielded particularly instructive results when compared with similar series stained with Triple stain, especially as regards the starch and protein grains. For the detection of "plasmodesmen" we chiefly used hand sections of 90 % spirit material.

In short we used as many kinds of material as were available, checking the results obtained from hand sections of fresh material with those of microtome series whenever possible.

Observations.

Cycads.

The general appearance of the Cycadean prothallium, with its large archegonia, is too well known to require special description. The cells of the prothallium immediately surrounding the egg cell differ somewhat in appearcance from the others and have long been known under the name of "jacket" or ,,sheath" cells. In all the Cycads we have examined these cells appear to be simply modified cells of the prothallium, and no facts have come to light in our work to support Lawson's[1]) view (expressed for *Sequoia* and *Cryptomeria*) that they are reduced sterile eggs. This however does not affect their physiological relation to the egg cell which is our present consideration.

The facts that the ir cytoplasm is very thick and granular, and their nuclei are frequently twice or more in diameter those of ordinary endosperm cells (see fig. 8) already indicated the pysiological importance of the jacket cells, which we must discuss later after various details have been brought forward.

In the course of this paper we will attempt to describe the observations made on the nature of food stuffs entering the Archegonia (not only the protein granules to which most authors confine their attention, but also carbohydrates etc.), the form in which these food stuffs travel, and the mode of their passage through the cell walls.

The youngest fresh material of Cycads which we have examined was *Ceratozamia fusco viridis*, in which the egg cells were only just recognisable with the naked eye. By this time starch was laid down in the integuments, and to a slight extent in the nucellus, but the thin walled, hyaline endosperm tissues were entirely devoid of it. On testing whole endosperms with Fehling's solution, strong reduction took place as was seen by the considerable formation of cuprous oxide; this reaction, although suggesting the presence of sugar is not necessarily conclusive, as there is a strong "reducing substance[2]) other than known kinds of sugars, present in large

---

[1]) Lawson, A. A., „The gametophytes, archegonia, fertilization and embryo of *Sequoia sempervirens*". (Ann. of Bot. Vol. XVIII. 1904. p. 1 to 28. see p. 15.) „The gamet., fertiliz. and emb. of *Cryptomeria Japonica*". (Ann. of Bot. Vol. XVIII. 1904. p. 417 to 444. see p. 431.)

[2]) Fujii, K., „Ueber d. Bestäubungstropfen d. Gymnospermen". (Berichte d. D. Bot. Ges. Bd. XXI. 1903. Heft 4. p. 215.)

quantities in the endosperm. That the cells of the endosperm were rich in sugar was established by heating drops of sap obtained from them by means of capillary tubes, with an aqueous solution of acetate of phenylhydrazin after the method of one of us[1]), or by heating sections of the tissues with the same reagent in small open tubes. On cooling, the characteristic crystals of gluc-ozozone developed in large quantities, proving that there must have been much glucose in the tissues. Cane sugar did not seem to be present to any recognisable extent. To test this, sections were placed in a strong aqueous solution of Invertin for $1^1/_2$ hours and then tested with acetate of phenylhydrazin, but there was no noticeable increase in the quantity of ozozone crystals formed; while in the control experiments carried on at the same time with a weak solution of cane sugar with the addition of invertin even after 10 minutes we got very well marked formation of glucozozone crystals.

Oxydases were present in the vascular bundles of the Integuments, apparently in the phloem, perhaps coinciding with the "Leptomin" had been found by Raciborski[2]) in this position in many plants. In the jacket cells it appeared also to be pesent, but was difficult to demonstrate exactly owing to the presence of the already mentioned reducing substance in the surrounding endosperm cells which we found hindered the reaction of guajac resin.

In other materials of an allied species of *Ceratozamia* just a little older than the above, the same facts held good, except that the carbohydrates were not only present in a soluble form (sugars) but also had begun to be deposited in the form of small starch grains in the endosperm cells towards the base of the Archegonia.

Protein substance also appeared to be supplied in a soluble form at this stage, the nucellus showed very strong protein reactions with Millon's reagent, Iodine (which was applied in alcoholic solution to sections previously treated with absolute alcohol to prevent the reaction of starch) and biuret reaction. In the general endosperm cells the reaction was faint though definite, while in the jacket cells and their nuclei the reactions were more apparent. In this stage we could not observe any definite granules such as were readily detectable in the later stages when protein storage begins in the endosperm. In many Cycads the deposition of protein substance in solid form appears to lag behind that of the starch in and near the egg, but this seems to be reversed in the case of *Ginkgo* where the well developed protein grains appear very early in the egg cell.

---

[1]) Fujii, K., „Kleinere Beiträge z. Mikrotechnik". „An. d. Glaskapillar z. mikrochem. Analyse". (Compte Rendu d. séan. d. 6 Congres intern. d. Zool. (Berne 1904). Genève 1905. p. 531.)

[2]) Raciborski, M., „Ein Inhaltskörper d. Leptoms". (Berichte d. D. Bot. Ges. Bd. XVI. 1898. p. 52—63.) „Weitere Mitteil. ü. d. Leptomin". (loc. cit. p. 119 and 123.) „Einige Demonstrationsversuche mit Leptomin". (Flora. Bd. 85. 1898. p. 362 to 367.)

If we follow the history of the starch deposition in an older series of ovules, for example in a series of *Zamia floridana*. We find the following course of events. The first deposition of starch takes place in the cells of the endosperm just at the base of the Archegonia, this spreads up the sides of the Archegonia leaving the jacket cells empty, but soon appearing in the neck cells where some grains are almost always found up till the time of fertilization. In the course of the following month the amount of starch deposited in the endosperm cells steadily increases in quantity and in the size of the grains. In the jacket, the cells at the base of the archegonium are the first to be filled with starch grains and gradually nearly all the cells of the jacket layer become packed. A little later this starch is again dissolved away while yet the egg cell and endosperm cells are well filled with grains (cf. fig. 5),[1]). In the egg cell the starch appeared at first almost entirely at the perifery, and this before they are deposited in the jacket layer. These grains vary somewhat in size but are very much smaller than those in the endosperm cells, only in one exceptional case were they equally large.

In egg cells about 2.6 to 3 mm long, the small starch grains frequently appeared to be associated with protein grains which in this stage were not deposited in the cells just near the egg cell but were present in large quantities in those somewhat removed from it. In further developed eggs about this size the appearance of the starch and protein grains was very striking. In the egg cell itself were present both starch and protein, the starch in very minute grains, the protein substance being deposited in rather irregular, sometimes considerably complicated masses of very various sizes. There were very few or no protein granules in the jacket cells, and little in those cells of the endosperm adjoining the jacket layer. In the rest of the endosperm, the cells contained large quantities of protein, many of the grains being large and irregular exactly like those of the egg cell. In the cells further removed from the egg cell the granules tended to become finer and finer, till the region was reached in which the protein appeared to have filled the bulk of the cell in a viscous or semifluid condition which in the fixed material shewed spaces of bubble like appearance. Thus the deposition of protein grains began first in the cells near the egg, and in the egg itself as is also always the case with starch. In later stages the cells nearer the egg cell appeared empty of protein grains (cf. figs 7 and 8 of the same thing in *Ginkgo*) which had been re-dissolved for the use of the growing egg.

A similar arrangement was seen in the case of the starch. In the egg cell itself there were large numbers of extremely fine roundish

---

[1]) It is interesting to note that such as stage had been figured by Warming in *Ceratozamia robusta*, though he did not attach any importance to it. Résumé. „Rech. et. rem. s. l. Cycadées“. Tab. II. fig. 15. (Övers. d. Kon. Danske Vid. Selsk. 1877.)

grains scattered throughout the whole cytoplasm as well as in a definite zone just at the perifery where they were so thickly clustered as to make an almost solid black band round the edge of the egg when stained with Iodine. When examined with an oil immersion lens these small round grains appeared in general clustered together in groups from 2 to 10 or 20: each group appearing to be formed in one leucoplast (cf. fig. 6) but there were also a few single larger grains lying in the cytoplasm separate from the others. The starch grains in the egg were different in character and appearance from those in the endosperm cells. In general they stained rather brownish violet which shews that they contained amylodextrine. Some of the grains in the endosperm cells next to the empty jacket layer were also more brownish staining and smaller, probably in a partly dissolved condition, while the rest of the endosperm was packed with large, brightly bluish-violet staining grains of storage starch which later on were also dissolved to supply the egg. Thus the zone of emptying cells travels continually outwards from the egg cells, leaving a zone of empty cells immediately round them. We do not find that these empty cells are disintegrating or abnormal in any way, they are merely deprived of their own stores and then serve as the path of transmission for the food stuffs from the other cells to the egg cell. They and their nuclei retain their integrity throughout this stage of passage of food to the egg.

Similar facts have been observed in various other species of Cycads. In *Macrozamia spiralis* however the deposition of the protein grains appears to preceed that of the starch, for in young egg cells we found many large protein grains scattered thickly through the whole substance of the egg cell, while the starch was only just beginning to be deposited in a few of the endosperm cells at the base of the Archegonia. In the jacket cells we observed also small protein grains which had the appearance of so called "extra nucleolar nucleoli" when stained with triple stain and to which we will refer again. For this species of *Macrozamia* we had only alcohol material, but so far as we could judge the sugar present appeared to be cane sugar, at least in the stage we examined, for we got many gluc-ozozone crystals formed by the acetate of phenylhydrazin test only when the test was made after the inversion process had been previously carried on. In this species the starch grains appear in the perifery of the egg rather later than usual.

In later stages of all the species of Cycads examined, the starch again disappears from the egg cell as well as from the sheath cells and the immediately surrounding endosperm cells, as it is turned into soluble carbohydrates and used by the growing egg.

In the ripening seed, the quantity of starch in the endosperm, as is well known, is very great except in the zone just by the egg cell. The cells however cannot be described as "full of starch" as there is such a large quantity of protein substance in definite grains that when tested with Millon's reagent the endosperm

becomes the deepest crimson. This is particularly noticeable in *Dioon* and *Encephalartos*, but holds good for all species examined.

The formation of starch grains in the egg cell from the plentiful supply of sugar is readily explained by the presence of plastids which we observed there in large numbers, but the formation of solid protein grains in the egg is not so simply explained. We endeavoured to obtain some information as to the nature of these protein grains in different parts of the tissues by the use of artificial pepsin digestion.[1]) For this we found *Macrozamia spiralis*, in which the protein grains in the egg are large, and those in the jacket cells similar to them, very good material. We used hand sections of alcohol material well washed in water and treated with a mixture of 3 parts · 3 % H.Cl in H_2O + 1 part pepsin glycerine, and kept in this digestive fluid at a temperature of about 40° C. After treatment for 14 hours the protein granules in the egg, and nearly all those in the jacket cells had lost their high refraction and become "ghostly" remnants of their former selves with little or none of their previous active staining power. The chromatin bodies of the egg nucleus however became much more brilliantly refractive than before (as is characteristic of chromatin after such treatment) while the nucleolus of the egg cell became slightly granular in appearance. In other cases, after 21 hours the protein granules of the egg cell and most of those in the jacket cells were completely digested, the nucleoli of the egg and jacket cells remaining undigested, with a few other small grains.

This result proves that the nucleoli and protein grains are different in chemical structure so that one can hardly look to the nucleoli of the jacket layer as their direct source as some authors have done. So also the fact that protein grains just like those of the egg exist in extremely large quantities in the endosperm cells makes it difficult to think that the nucleoli alone should build them up. It seems to us rather that the protein substance accumulates in the endosperm cells, entering in soluble and probably simpler forms, and that in both egg and endosperm cells it is rebuilt in a semiviscous state, when it begins to concentrate, forming granules. The large irregular form of the grains certainly supports this supposition as does also the appearance of the cell contents of the endosperm in which the various stages of the granulation are to be seen.

Ginkgo biloba.

After what has been said about the Cycads, there is no need to enter so fully into the details of *Ginkgo*, in which most particulars of the structure of the female gametophyte are extremely similar.

---

[1]) Zacharias, E., „Ueber d. chem. Beschaffenheit d. Zellkerns". (Bot. Zeit. 1881. p. 169 to 176.) „Ueber d. chem. Beschaffenheit v. Cytoplasma u. Zellkern". (Bericht. d. D. Bot. Ges. Bd. XI. 1893. p. 293—307.) „Ueber Nachweis u. Vorkommen v. Nucleïn". (Bericht. d. D. Bot. Ges. Bd. XVI. 1898. p. 185—198.)

The migration of the food also follows much the same course as in the Cycads. We had however a more complete series of materials of different stages of development after the formation of the starch grains in the endosperm, than we had for the Cycads, and will now summarise the results of observations on material collected at intervals of every 2—3 days. With *Ginkgo* there is great uniformity in the development of the different ovules on the same tree or even on different trees growing in the same place, so that more value attaches to dated observations for *Ginkgo* than for the Cycads where there is much irregularity even in one and the same cone.[1])

For this purpose we used principally microtome series, passed into water or alcohol as the case demanded, and examined in Iodine. In the course of one month (Aug. 28th to Sept. 30th) the changes were as follows. Beginning with a stage in which the endosperm cells in general contain-ed many starch grains, we found the grains smaller in the cells nearer the archegonia and a little larger in the cells of the jacket layer, while the egg cell was free from starch. In the next stage the grains in the jacket cells were smaller and stained a brownish rather than the true blue violet of the storage starch of the rest of the endosperm; very small brownish violet grains also began to appear in the egg cell. This difference in the nature of the starch in the sheath cells was also observed in permanent preparations of microtome series which had been stained with Flemming's triple stain from which the Gentian violet was almost entirely washed out. In these the large storage starch grains of the usual endosperm cells were stained pale flesh colour, while the grains in the jacket cells were blue. These reactions certainly show that the starch grains in the two regions were in somewhat different conditions, probably indicating that the starch in the jacket cells was just being transformed into soluble carbohydrate by diastase secreted in the jacket cells. In later stages the starch steadily decreased in the jacket cells, in which the grains were sometimes grouped together to one side of the cells in a curious manner (like the arrangement in the "statolith" starch grains) for which we have as yet no explanation. In these stages the number of starch grains in the egg increased. The jacket cells then emptied themselves of starch, beginning at the base of the Archegonium till they were finally completely emptied in about 3 weeks from the first mentioned date. The emptying of the cells of starch spread in an outward direction in the endosperm till the zone immediately round the archegonia for 10—15 cell layers was free from it, just as was the case in the Cycads (cf. figs 7 and 8). We judged in both cases from the various facts observed, that this starch, temporarily stored in the endosperm, was being transformed into soluble carbohydrate and passed into the egg cell.

---

[1]) Dr. Miyake informed us of great irregularity in the development of the ovules of *Zamia floridana*.

The protein grains have a very similar distribution, and in the general endosperm cells which were packed with starch grains, there were also almost as many large protein grains (see fig. 8, *s.*). At the time however when the starch grains were disappearing from the egg cell, the large protein granules remained in it. In *Ginkgo* as with the Cycads, it is most unlikely that protein grains travel as such from any of the surrounding cells into the egg, but are probably converted to some soluble simpler forms easier for transit by the action of Proteases[1]) and are re-deposited in the right place in a higher form for the immediate use of the growing egg or for temporary storage.

Pinus.

Between *Pinus* and the two groups just treated, the chief differences lie in the size of the ovule, which is relatively small in *Pinus*, and in the (perhaps consequent) very different relations between the state of development of egg and embryo, and the date of deposition of nutritive substances. To describe in detail chiefly from work on *P. Cembra, montana* and *sylvestris*, we find the case is as follows.

In very young ovules in which the archegonia were not present, starch was already deposited in considerable quantities in the tip of the nucellus, but was intirely absent from the endosperm tissues, in which however there was much sugar (glucose). After the first appearance of the archegonia, and all through their earlier stages this was also the case. The jacket cells of the archegonium are early differentiated and have extremely large nuclei, but no starch has been observed in them in any of these younger stages.

In the next important stage (the nucleus being in the middle of the egg) the cytoplasm of the egg cell had become very vacuolated with usual vacuoles, while it was still but little granular. From ovules in such a stage of development in *P. Cembra* material was collected every 3 hours and examined in a fresh condition, and at the same time some was fixed immediately. At 6 A.M. there were considerable numbers of small starch grains lying scattered in the cytoplasm of the egg (cf. fig. 9). Some grains were still present at 9 A.M., but in far fewer numbers, and by noon the cytoplasm of the egg was devoid of starch. In the afternoon the starch was observed at 3, 6 and 9 in small quantities. Quite similar results were obtained with *P. sylvestris* in ovules in a similar stage. At 1.30 midday there was no starch in the egg cells, while at 6 P.M. there were many fairly big grains scattered all through its cytoplasm.

This stage of development was passed over in a few days, and in *P. sylvestris* after 5 days the egg cytoplasm had become very granular and large numbers of true "protein vacuoles" were present.

---

[1]) Vines, S. H., „Tryptophane in Proteolysis". (Ann. of Botany. Vol. XVI. 1902. p. 1 to 22.) „Proteolytic Enzymes in Plants". (Ann. of Botany. Vol. XVII. 1903. parts I and II.) „The Proteases of Plants". (Ann. of Botany. Vol. XVIII. 1904. p. 289 to 316.)

Even in the fresh unstained condition most of the detailed structure of these "protein vacuoles" and the grains in the cytoplasm are to be clearly seen, particularly with the oil immersion, and they show a number of granules in each which react towards reagents as protein substance; thus we see that they are by no means the result of fixing as was suggested by Blackman[1]). Digestion experiments however, which yielded such satisfactory results with *Macrozamia* etc., were technically very difficult with *Pinus*, for on using sections of fresh material the vacuoles ran together so that the cytoplasm became uniformly granular even when left in pure water only for a short time. With prolonged treatment with the warm digestive fluid it was soon impossible to distinguish the granules of the protein vacuoles owing to the indistinct homogeneous appearance of the whole mass of cytoplasm, so that we were unable to determine the effects of digestion on the protein granules themselves. With fixed material on the other hand the granules appeared to have been rendered more resistent, and the chief granules in a protein vacuole were not digested even after a long time in the fluid. With acetic methyl green however, we found that the nuclei of the endosperm, jacket cells, and egg cell stained quite strongly, but that the protein granules in the egg cytoplasm and in the "protein vacuoles" were hardly stained, if at all. This shows that these protein granules differ from nuclei and have no nuclein as their constituent part.[2])

In some cases, and this appeared to be quite erratic, there were grains present in the protein vacuoles which were exceptionally refractive and which proved on staining to be starch grains (see fig. 10). Thus in the "protein vacuoles" we get not only protein substance, but also carbohydrate in the form of starch grains. For the present we propose the term "nutritive vacuoles" to replace "protein vacuoles", but we will have more to say later on this subject. It is interesting to note that in Hofmeister's[3]) original paper he figures the „Keimbläschen“ so accurately as to appear as if he had observed not only the protein bodies but also the starch grains without recognising them. The starch grains we have observed in these vacuoles are always small, sometimes there being only one or two, sometimes several together. Though they are not by any means always present we have not been able to observe as yet any regular periodicity in their appearance corresponding to that in the earlier stages described.

In that stage of the ovule in which the contents of the pollentube are about to be discharged into the egg cell we found the following conditions. The nucellus tip was quite crammed with

---

[1]) Blackman, V. H., „Cytol. feat. of fertil. in *Pinus sylvestris*“. (Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. Ser. B. 1898. see p. 417.)

[2]) Zacharias, E., „Ueb. Nachweis u. Vorkommen v. Nuclein“. (Bericht. d. D. Bot. Ges. Bd. XVI. p. 194—197.)

[3]) Hofmeister, W., „Vergleich. Unters. d. Keimung etc. höherer Kryptogamen ... u. d. Samenbildung d. Coniferen“. Leipzig 1851. cf. plate XXIX. fig. 1, 3 and 4.

starch in a median zone, and the pollen tubes which reached almost to the egg were packed with large storage grains. In the endosperm cells at the base of the egg cell a few grains may have collected, but in the egg cell itself there were none. When the pollen tube had just discharged into the egg cell we found the large storage starch grains from it lying together in the tip of the egg or near the nucleus in the upper part, and in some cases half in and half out of the pollen tube. A little later these big grains lay scattered all through the cytoplasm of the egg, having been carried round by a streaming of the cytoplasm? These large grains were quite different in appearance from the transitory starch usually found in the egg cell, and they were speedily used up by it.

Thus there are at least three different series of starch grains to be found in the egg cell. a) The small grains scattered in the cytoplasm itself before the "nutritive vacuoles" are formed and which seem to be subject to daily periodicity. b) The small grains in the "nutritive vacuoles" the presence of which varies even among ovules of the same cone. c) The large grains brought by the pollen tube and speedily used up by the egg cell. All these grains of starch in the egg cell seem to be used up in the course of its activities.

After the formation of the embryo a number of the "nutritive vacuoles" still retained their normal appearance; even when the suspensors were so big as to carry the embryo to the very middle of the endosperm, they were to be observed intact, sometimes also with the starch grains in them. At this time there were but few starch grains in the suspensors themselves, and their cell walls (like that of the egg) contained amyloid, for in a fresh condition they stained bluish with iodine.

With the formation of the embryo, starch began to collect in the cells of the endosperm at the base of the egg cell and in the cells surrounding the embryo, but the endosperm as a whole did not get filled till very late.

The origin of the protein grains in *Pinus* as in the Cycads and *Ginkgo* is to be looked for in some forms of soluble protein compounds such as amides or hexonbases, which pass in through the endosperm from cell to cell. Whether or not the nucleoli of the jacket cells play an important part in working up the protein before its entry to the egg cell as suggested by Ferguson is difficult to say just yet. It does not appear to us to be quite reasonable to look for the sole supply of protein nourishment for the egg to the nuclei of the jacket cells; nor is Ferguson's[1]) view that secondary nucleoli develop in the egg to be the "nutritive spheres" to be easily accepted. Arnoldi's extraordinary results can be explained as suggested by Strasburger[2]) as due to

[1]) Ferguson, M. C., „Contrib. to the know. of the life hist. of *Pinus*". (Proc. Washington Acad. of Sci. Vol. VI. 1904 see p. 107.)

[2]) Strasburger, E., „Ueber Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen" (Jahrb. f. wiss. Bot. Vol. 36. 1901. p. 493—606. see p. 550—552.)

artifact or as abnormal phenomena. In the course of our work we have never observed any such phenomena in material fixed in alcohol nor in that fixed in Flemming's solution.

Structure of the wall of the central cell (later egg cell and ventral canal cell) in Cycads, Ginkgo and Pinus.

As the structure of the egg cell membrane in these three groups is the same in all essentials, it will be more convenient to consider them together.

By the time of Miquel[1]) and Warming[2]) the real nature of the egg-wall was not realised, although they noted that it was thick and pitted. The writers of the next period[3]), [4]) figured a membrane closing the deep pits on the side of the jacket cells, and the results of our present close examination have led us to confirm this view and not that of the more recent workers, eg. Ikeno[5]), Coulter and Chamberlain[6]), Smith[7]) and others who represent in their works merely broad open communications through the very thick egg membrane. Goroschankin's description is remarkably detailed and accurate. He noted that closing the deep pits of the thick wall of the egg is a fine membrane which is itself somewhat irregularly thickened and perforated in a way comparable to a sieve plate. He missed the final pit closing membrane however, and took the filling plasma of the smaller pits to be actual open communications of cytoplasm between the egg cell and jacket cells, so that his "sieves" are comparable to some of Kienitz-Gerloff's[8]) thicker plasmodesmen in other plants which were pointed out by Meyer[9]) not to be open communications but merely the pit filling plasma on either side of a fine lamella.

---

[1]) Miquel. F. A. W., „Nouv. mat. p. servir à l. conn. d. Cycadées". (Archiv. Néerland. III. 1868. p. 193—254. see p. 209 and pl. XI. fig. 6.)

[2]) Warming, M. E., „Recherch. et remarques s. l. Cycadées". (Overs. o. d. Kon. Dan. Vid. Selsk. 1877. french résumé p. 16—27.) „Contrib. à l'hist. nat. d. Cycadées". (Overs. o. d. K. D. Vid. Selsk. 1879. resumé 9—12. pl. VI. fig. 6 and 7.)

[3]) Goroschankin, J., „Zur Kennt. d. Corpusc. b. d. Gymnospermen". (Bot. Zeit. 1883. p. 825—831.)

[4]) Treub, M., „Recherch. s. l. Cycadées". (Ann. d. Jard. d. Buitenz. Vol. IV. 1884. pl. II. fig. 7—8.)

[5]) Ikeno, S., „Unters. ü. d. Entwick. ... b. *Cycas revoluta*". (Jahrb. f. wiss. Bot. XXXII. 1898. p. 557—597. see Pl. VIII.)

[6]) Coulter, J. M., and Chamberlain, C. J., „Morph. of Spermatophytes. Pl. I. Gymnosperms". New York 1901. p. 22.

[7]) Smith, I. S., „Nutrition of the egg in *Zamia*". (Bot. Gaz. Vol. 37. 1904. p. 346—352.)

[8]) Kienitz-Gerloff. F., „Die Protoplasmaverbindungen zw. benachbarten Gewebselementen in d. Pflanze". (Bot. Zeit. Jahrg. 49. 1891. parts 1—6 begin. p. 1.)

[9]) Meyer, A., „Das Irrthümliche d. Angaben ü. d. Vork. dicker Plasmaverbindungen zw. d. Parenchymzellen einiger Filicinen u. Angiospermen". (Bericht. d. D. Bot. Ges. XIV. 1896. p. 154—158.)

By staining alone it is extremely difficult to recognise the final closing lamella. As well as several other stains, Congored shows up the "sieve structure" very well, but chlorzinciodine owing to its deep staining property is the best. With this type of stain however it appears as though the pores of the sieve themselves represent the final open communications, which is due to the fact that the final closing membrane does not stain with cellulose stains. That there is such a difficulty in the staining of the pit closing membrane was already noticed by Russow[1]) and Gardiner[2]). According to Mangin[3]) the final pit closing membrane, which is the middle lamella, consists of pectin substance and is to be stained by a different series of staining substances than those used for cellulose. Among them ruthenium red[4]) is the most characteristic. We found however that even with the latter the final membrane is not very clearly demonstratable here owing to its extreme thinness, and consequently the small amount of stain it can take up. The thick part of the egg membrane stained very darkly, and then the "secondary" and "tertiary" thickenings on the wall of the "sieve" portion get gradually less and less dark till one can scarcely see the membrane across the final sieve pores (cf. fig. 3).

By swelling the lamella however, we were able to demonstrate its existence, as well as the fact that it is perforated by extremely fine pores, to see the actual plasmic connections, and also to determine the fact that the only actual plasmic communications between the cells are "plasmodesmen". The best material for the demonstration of these finest of threads we found to be *Encephalartos Lehmanni*, of which we used hand sections of alcohol material. These sections were washed in water, treated for a short time with H_2SO_4 and then deeply stained with aniline blue. In spite of the fact that it is very simple, this method gave very satisfactory results. The membranes were much swollen, and when examined with an oil immersion of strong magnification the sieve pores were seen to be closed by a very delicate lamella pierced by plasmodesmen in groups of 3 or 4 together (see fig. 1 and 2). Not only the middle lamella which constitutes the closing membrane of the finest sieve pores, but also the thicker portions of the closing membrane for the pits of 1st order, 2nd order and so on, we found to be traversed by the plasmodesmen. Thus plasmodesmen may be said

---

[1]) Russow, E. A. F., „Ueb. Tüpfelbildung u. Inhalt d. Bastparenchym- u. Baststrahlzellen d. Dicot. u. Gymnosp." (Sitzungsber. d. Naturforscher-Gesellschaft. Dorpat 1882. p. 350—389.)

[2]) Gardiner, W., „On the continuity of the protoplasm through the walls of veg. cells". (Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. 1883. p. 827.)

[3]) Mangin, L., „Sur la constitution d. l. membrane d. végétaux". (Compt. Rend. Vol. 107. 1888. p. 144 to 146.) „Sur la présence d. composés pectiques d. l. végétaux". (Compt. Rend. Vol. 109. 1889. p. 579—582.) „Sur la substance intercellulaire". (Compt. Rend. Vol. 110. fig. 90. p. 295.) Sur les réactifs colorants d. substances fondamentales d. l. membrane. (C. R. Vol. 111. 1890. p. 120.)

[4]) Mangin, L., „Sur l'emploi d. rouge d. ruthénium en anatomie végétale". (Compt. Rend. Vol. 116. 1893. p. 653.)

to be distributed all over the irregularly thickened membrane closing the pits of the first order (cf. fig. 1 and 2 and diagram 4).

A similar arrangement of the plasmodesmen was seen in alcohol material of *Cycas*, *Zamia floridana* and others, although for the latter species Smith[1]) recently elaborated a new view regarding the mechanism of nutrition, claiming large open communications between the egg and jacket cells.

The thick wall of the egg appears to be composed of at least pectin substance, cellulose, and amyloid, for we find that with ruthenium red and other stains for pectin substance it stains deeply, as it also does with congored, chlorzinc iodine and other cellulose stains, while it goes bluish with simple iodine, indicating amyloid.

For *Pinus* practically all that we have stated about the egg cell wall in *Ginkgo* and the Cycads holds good.

Although Ferguson[2]) states that no pit groups as described by Goroschankin have been observed by her, yet Blackman[3]) noted a "very distinctly pitted wall" in *P. sylvestris*, and in our materials we found no difficulty in detecting the larger sieves; even in hand sections of young stages mounted in water and unstained they were quite easy to observe in tangential direction with so low a power as Zeiss B $\times$ 4. The surface view of the "sieves" and pit groups is quite similar to those in *Cycas* or *Gingko*, but the actual thickness of the wall is much less. Pits of the 2nd and 3rd degree have been observed quite clearly, and although we have not yet seen the plasmodesmen we are convinced that they exist. The chemical nature of the thick wall is apparently the same as in the Cycads and *Ginkgo*, containing at least pectin, cellulose, and amyloid.

The question arises as to the reason for the great thickness of this wall. We find on the whole that the larger egg cells have the thicker walls; for example in the cycads, where the egg cell reaches a length of 3 or more millimeters, the wall is sometimes 0.15 mm thick, while in *Ginkgo* with egg cells considerably smaller it is less than half that thickness, and in the relatively small eggs of *Pinus* we find the wall very much thinner though it is still thick in comparison with those of the endosperm cells. In *P. Cembra* which has an exceptionally large female prothallium the wall is thicker than in the others. The thick wall is probably accounted for all through the Gymnosperms by the need of support and protection for the extremely large and delicate egg, which might easily be crushed by the rapidly growing endosperm. Such a thickness would consequently make it difficult even for soluble food stuffs to pass into the egg, so that pits would be necessary. These pits however need by no means be large open communications.

---

[1]) Smith, I. S., „Nutrition of the egg in *Zamia*". (Bot. Gaz. Vol. 37. 1904. p. 346 to 352.)

[2]) Ferguson, M. C., loc. cit. see p. 94.

[3]) Blackman, V. H., „Cytol. feat. of fertiliz. and rel. phenom. in *Pinus sylvestris*". (Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. Ser. B. 1898. see p. 399—400.)

Certain it is, that in all the Gymnosperms we have so far examined a thick pitted wall such as we have described is to be found, and it is remarkably uniform in its structure and appearance in all the genera.

General Conclusions.

In the endosperm cells packed with stored food stuffs we find large numbers of protein grains of considerable size in addition to the starch (cf. fig. 5 and 8) and, as we have already pointed out it would appear equally extraordinary to suggest that these grains either of starch or protein, forced themselves from cell to cell as such. The transit of carbohydrates as sugars has been known for long, and the work of Schulze, Vines and others has taught us that storage protein materials in seeds do not travel as such during germination, but are first split up by the action of enzymes to soluble simpler forms in which they pass from cell to cell and which are later rebuilt to protein substances with the addition of carbohydrates and mineral salts; and it is most probable that practically the same thing holds good while the food is accumulating in the young endosperm. Notwithstanding this we have found many groups of very small pits in the cell walls of the usual endosperm cells, the whole system of pits being just like that found in the wall of the egg cell itself except that the groups are smaller, and as the walls of the endosperm cells are thin, they are much less conspicuous than they are in the egg wall. In them too the pit closing membrane will be traversed by groups of plasmodesmen.

Now therefore, when in the egg cell itself (where its very thick wall renders the pits in it conspicuous) there are deposited starch grains and protein grains, why should one be any more ready to believe that the starch and protein stuffs entered the egg in this solid form than one is in the case of the endosperm cells?

The statement of some workers, that there are large open communications through the pits between egg cell and jacket cells is quite contrary to the facts we have observed, and the view that protein granules pass from cell to cell as such, is against the current acknowledged theories for the passage of food stuffs between two neighbouring cells. Similarly the passage of whole nuclei or large portions of them through the membrane closing the big pits, which is perforated only by plasmodesmen pores far too fine to admit even the individual chromosomes, (cf. fig. 1 and 2) must be looked upon as an abnormal phenomenon.

In this preliminary discussion of nutrition, we have confined our attention to certain carbohydrates and protein substance in general; but there are of course other important organic compounds such as amide, hexonbase, arginin etc. as well as inorganic salts to be considered in the physiology of nutrition of the egg. They will be treated in the second part of this research.

As a result of our comparative study of the Gymnosperms

already enumerated, we find that the following brief account holds good for all the cases we observed.

The egg cell, which acts as a point of attraction for the food stuffs, is supplied with soluble food passing in through the endosperm. While it is young and growth is rapid apparently the supply does not very much exceed the demand and no food is deposited in solid form. Later however the balance is reached and so soon as the supply becomes greater than the demands of the growing egg deposition in solid or semisolid form begins round it. In the case of starch, deposition *always* takes place first in the cells of the endosperm at the base of the archegonia. In different groups the relative time of deposition and the state of development of the egg may vary greatly, for example in the Cycads and *Ginkgo* both starch and protein substance are largely deposited in the endosperm before the growth of the unfertilized egg is completed, but in *Pinus* deposition is extremely slight in the endosperm even after the embryo has reached a considerable size.

In all cases, at some time or times in the course of its development we found both starch and protein substance deposited in the egg cell itself. The protein substance is early deposited in large grains in the egg of Cycads and *Ginkgo*, and some grains are still present even after the formation of the proembryo. Starch on the other hand is much more vacillating in the egg, and has the appearance of "transitory starch", being present in very fine grains which are largely of the nature of amylodextrine. Both starch and protein substance are deposited first in the perifery of the egg cell, but later they are found scattered throughout the cytoplasm, probably being carried round by an internal streaming. The formation of transitory starch grains along the perifery of the protoplast of the egg is at times very conspicuous, and is certainly the result of the conversion of diosmosable sugars into non-diosmosable starch immediately after the entry of the former into the egg cell. Similarly the entering proteid is deposited in grains near the perifery. By this means the concentration of the soluble food in the egg cell is kept constantly below that of the surrounding cells, which ensures a continual transfer into the egg, and at the same time prevents a too great concentration of osmotic substances in the egg cell itself.

If then the process of the entry of food is such as we have indicated, what is the chief *function of the jacket layer* which is so very well characterised, particularly in the lower Gymnosperms? As we have already mentioned in the Cycads and *Ginkgo* the supply of food in the early stages is greatly in excess of the demands of the growing egg, so that much is deposited in solid form, till, in fact, the endosperm cells are packed with it. Once the food in the surrounding cells is laid down in solid form, the egg cell is practically cut off from it unless there is some means of rendering it soluble, or transmitting it into easily diosmosable substances; and it is here that we think the jacket cells play an important part. Though the presence of a large quantity of stored food in

the endosperm tissues does not necessarily mean that no soluble food passes through these cells to the egg cell, yet when cells become packed with stored food their chief function ceases to be that of passage cells, and the stored food itself is certainly not available in that form. So far as we can judge by the results obtained by treating living material with Gujac resin, the jacket cells secrete oxydase and diastase which dissolves the starch in the neighbouring cells as it is required by the egg. Further, we have observed how the endosperm cells surrounding the egg gradually lose their starchy contents as the egg cell grows (cf. fig. 8). A similar solution and disappearance of the protein grains in the endosperm also takes place and we think it is probable that proteases are also secreted by the jacket cells, but as yet unfortunately we have been unable to demonstrate their actual presence in these cells.

The regularity of the arrangement of the jacket cells, their large nuclei and thick cytoplasm rich in granular contents, all unite in supporting the view that they are glandular or secretory in nature, and act as go-betweens for the egg cell and the stores of food in the endosperm cells. To some of the very fine well marked granular bodies present in large numbers in the jacket cells we may look for the proenzymes or zymogenes.

It is interesting to compare this view of the jacket cells with the results of some observations on Angiosperms in which the antipodal cells are found to have an important part to play in the passage of food to the egg cell. Westermaier's[1]) original view that the antipodals in the *Ranunculaceae* had an important nutritive function, was followed and confirmed by Osterwalder[2]), Goldflus[3]), Ikeda[4]) and Lötscher[5]) in other groups of Angiosperms. By all these workers the antipodals are supposed to have the power of obtaining for the egg cell and of passing on to it the food materials which are present in the surrounding tissue. It is to be remembered that phylogenetically the antipodals are generally supposed to represent the reduced prothallium tissue; so that antipodals and jacket cells are in a way homologous. The present existence and differentiation of the Antipodals in some Angiosperms is due to their similar physiological function performed by them, and which corresponds with that of the more definitely organised jacket layer in Gymnosperms.

When we come to the Pines we find the jacket cells less strongly differentiated than in the Cycads and *Ginkgo*, which we

---

[1]) Westermaier, M., „Zur Embryologie d. Phanerog. . . . u. d. sogen. Antipoden". (Nova Acta Acad. Leop. Carol. 57. 1. 1890.)

[2]) Osterwalder, A., „Beitr. z. Embryol. v. *Aconitum Napellus*". (Flora. 85. 1898. p. 254—292.)

[3]) Goldflus, M., „Sur la struct. et les fonct. de l'assise épithel. et d. antipod. chez l. Composées". (Journ. d. Bot. 12. 1898 and 13. 1899.)

[4]) Ikeda, T., „Studies in the physiolog. funct. of antipodals in *Trycirtis hirta*". (Bull. Coll. of Agricult. Tokyo Imp. Univ. Vol. V. 1902.)

[5]) Lötscher, P. K., „Ueb. d. Bau u. d. Funkt. d. Antipoden in d. Angiosp". (Flora. Band 94. 1905. p. 213—262.)

take to be the natural result of their lesser physiological importance in this group. Because, as we stated above the amount of deposited food stuffs in the endosperm previous to the formation of the embryo is small in *Pinus*, so that what the egg requires is already to hand in soluble forms in the surrounding cells, and the jacket cells have not got to be so active in preparing stored food for it; also the embryo is so early carried down through the jacket cells into the endosperm by the suspensors that the jacket cells can do but little for it in comparison with what the jacket cells can do for the proembryo of *Ginkgo* for example. In many of the higher Gymnosperms, the differentiation of the jacket cells is not very great and they may be but short lived, while in some cases they are hardly recognisable as specially differentiated from the surrounding endosperm cells. For example in *Thuja* as described by Land[1]) the jacket cells, which do not seem to be so much differentiated as in *Pinus* appear at the time of cutting off of the neck cells, and break down shortly after fertilization. Now in *Thuja* we found that so little solid food is deposited in the endosperm that even after the embryo has reached a considerable size the quantity of starch in the surrounding cells is very trifling.

In Land's[2]) account of *Ephedra* he describes in the gametophyte a basal "storage" region, and an upper archegonial region in which all the cells are very feebly organised and the jacket cell walls "never at any time thick, become so tenuous that they can scarcely be seen and evidently offer little resistance to the passage of food into the central cell"; these cells break down altogether at the time of fertilization. According to our view their lack of differentiation is correlated with the fact that the storage region is distant from the egg cell and they have therefore no immediate service.

We have not as yet had the opportunity of examining all the genera of Gymnosperms from this point of view so that it is quite possible that exceptions may exist and a well differentiated jacket layer be present even when there is no deposition of food near the egg; but in such a case there may be some other physiological significance for these cells.

Up to the present all the workers have laid much stress on the nuclei and nucleoli of the jacket cells alone as the direct source of nutrition of the egg cell. The facts now brought forward shew this view to be untenable. Every cell of the endosperm does its share of temporaryily storing and passing on the food to the egg, though apparently the jacket layer is specially active and it is possible that the nuclei of the jacket cells may play some important part in the working up of the soluble simpler compounds into

---

[1]) Land, W. J. G., „A morph. study of *Thuja*". (Bot. Gaz. Vol. XXXIV. 1902. p. 249—258.)

[2]) Land, W. J. G., „Spermatog. and oogen. in *Ephedra trifurca*". (Bot. Gaz. Vol. XXXVIII. 1904. p. 1—16.)

slightly higher forms before they pass into the egg, still however in a soluble form.

What then are the „Hofmeister Körperchen"? There are frequently vacuoles round the simple protein grains of the Cycads and *Ginkgo*[1]) and further we have observed starch and protein grains in close proximity in the egg cells of *Ginkgo*, *Zamia* etc. In *Pinus* the „Hofmeister Körperchen" are more conspicuous, and contain protein grains and often also starch grains in the later stages of development. It appears to us to be highly possible that the vacuoles surrounding these grains of food stuffs may have a digestive capacity, and may therefore have much the same function and origin as those developped round food particles in unicellular organisms such as *Amoeba* etc. In the general cytoplasm of the egg there are also numbers of granules many of which are protein grains identical in chemical reactions, form, and size, with those in the nutritive vacuoles, and it may be that they are stored there temporarily and are awaiting their turn for digestion.

Possibly the reason that these "nutritive", or "digestive" vacuoles have appeared to so many workers to be nuclei, or to have the appearance of nuclei, may be that in general they have judged them chiefly from their staining properties with usual stains, and from their superficial appearance. In microtome sections stained with Triple stain, the large protein grains certainly stain like nucleoli, and the small grains give the appearance of the nuclear net work. But if one uses fresh material, or hand sections of alcohol material, stained them with acid methyl green[2]) one sees a considerable difference in the staining properties of these grains and of true nuclei. Also the result of artificial digestion of the protein grains with pepsin glycerine indicates that they are a different form of protein substance from that composing the nucleolus. We may suggest that many of the tiny granules one finds always in large quantities in these vacuoles (cf. fig. 10) may have the nature of zymogens or proenzymes for both proteases and diastases and may be the source of the digestive properties of the vacuoles.

That the nutritive vacuoles are less developed and conspicuous in the Cycads and *Ginkgo* than in the higher Gymnosperms may be correlated with the fact that in the former the jacket cells are more highly developed than in the latter, and also with a certain difference in the form and properties of the food stuffs brought into the egg cell.

Although these views are the outcome of the observation of a large number of facts, there is perforce much in them that is suggestion to and that may be useful only in the present state of our knowledge and require modification as we continue our researches.

---

[1]) It is interesting to note that Goroschankin calls the protein grains in *Ginkgo* „Hofmeister Körperchen" in the description of plates in his russian paper. (Wiss. Schriften d. Moskauer Univ. 1880. Pl. VIII. fig. 87a.)

[2]) Zacharias, E., „Ueber Nachweis u. Vorkommen v. Nuclein". (Bericht. d. D. Bot. Ges. Bd. XVI. p. 194 and 197.) We used the stain both with and without the addition of sodium sulphate.

Summary.

We may sum up the chief results of the above observations and considerations as follows:

1. Even the delicate walls of the endosperm cells are pitted in much the same way as the wall between the egg cell and jacket layer of the endosperm.

2. In addition to starch large numbers of protein granules are present in the endosperm cells of *Ginkgo* and Cycads of quite the same character and appearance to those in the egg cell.

3. A *final pit closing membrane* is present in *each pit* between the egg cell and jacket cells, and this membrane as well as the thickened portion of the pits of 2nd and 3rd orders are *perforated only by plasmodesmen.* Thus any big open communication between egg cell and jacket cells is positively denied.

4. In no case have any wandering nuclei of the jacket or endosperm cells been observed; and even after the development of the embryo has already begun, the jacket cell nuclei retain there integrity.

5. As it would be absurd to suggest that starch travels as grains from cell to cell, so it is pointed out to be equally absurd to say that the protein grains do this, either between two cells of the endosperm, between endosperm cell and jacket cell, or between jacket cell and egg cell.

6. It is suggested that the jacket cells are glandular or secretory and render the storage food of the endosperm soluble and available for the developing egg. At the same time their possible activity in the synthesis of food stuffs of higher compounds from the supply of simpler forms is not to be disregarded.

7. The fact that the jacket cells are less differentiated in some of the higher Gymnosperms than in the Cycads and *Ginkgo* may be corollated with the fact that in their ovules there is very little or no storage of solid food stuffs in the endosperm near the growing egg cell, the jacket cells have ∴ less work to do than in those (Cycads and *Ginkgo*) where there is a large deposit of stored food round the undeveloped egg.

8. The well developed jacket cells of the Gymnospermic prothallium are considered the phylogenetic homologues of the Angiospermic antipodals, and attention is drawn to the similar function performed by them and the active Antipodals of some Angiosperms described by Westermaier and others.

9. Transitory small grained starch has been detected in the egg cells of Cycads, *Ginkgo* and *Pinus* and found in association with the protein grains and even in the nutritive vacuoles.

10. So far as we could see, the granular contents of the nutritive vacuoles have no nuclein among their constituents as in most cases they do not stain with acetic methyl green.

11. The chemical nature of the nucleoli and protein grains is found to be different, as shewn by the results of digestion experiments, supporting our view of their different origin.

12. It is proved that the „Hofmeister Körperchen" are not nuclei, and we think it unlikely they are intimately connected with nuclei. We suggest that they may be digestive vacuoles comparable in origin and function with the digestive vacuoles of lower organisms, which are formed as required round the temporarily deposited food in the egg cytoplasm.

In the course of these investigations we have worked in the botanical laboratories of the Universities of Manchester, London and München, and the alpine Laboratory of Mount Schachen; and we cannot express too strongly our best thanks to Professors Weiss, Oliver, and Goebel for innumerable helpful kindnesses. We are also indebted to many people for material which has been invaluable: in particular we must thank Mr Moore of Dublin, Prof. Chamberlain of Chicago, Dr. Miyake of Kyoto and Drs. Yabe and Hattori of Tokyo.

Manchester and Tokyo.

Explanation of plate.

All figures drawn with the aid of a camera lucida. For highest magnification Beck's $^1/_{14}$th in oil immersion and Zeiss compens. ocular 12 were used.

Fig. 1. *Encephalartos Lehmanni.* Portion of the thick pitted wall between egg cell and jacket cells, shewing final pit closing lamella perforated only by Plasmodesmen. From hand section swollen with sulphuric acid. $\times$ 2200.

w thickened wall.
l lamella closing pit perforated by groups of plasmodesmen, cf. arrows *a* diag. 4.
j contents of jacket cells.
e contents of egg cell.

Fig. 2. *Encephalartos Lehmanni.* Same as fig. 1. Shewing plasmodesmen through the thicker portions of the pit closing membrane.

t thicker portion of membrane cf. arrows *b* diag. 4.

Fig. 3. *Zamia muricata.* Surface view of a small portion of the thick wall between egg and jacket cells shewing groups of pitted areas. From microtome section tangential to egg cell. Stained triple. $\times$ 900.

g group of pits. cf. diag. 4. pit to 1st degree.
w thickest portion of wall. cf. diag. 4. A.
w' irregularly thickened portions. cf. diag. 4. B.
r radial walls of jacket cells.

Fig. 4. General diagram of thick pitted wall between egg cell and jacket cells. Pits of 1st degree represent a whole group, or pitted area (cf. fig. 3. *g*). Within this the wall is irregularly thickened giving pits of 2nd or more degrees; this wall may be pierced by plasmodesmen, arrows *b* (cf. fig. 2. *t*). Arrows *a* represent plasmodesmen of final pit closing lamella. (cf. fig. 1. *l*).

Fig. 5. *Zamia floridana.* Small portion of egg cell and adjacent endosperm cells, shewing pitted wall and distribution of starch and protein granules. From microtome series, stained iodine. >< 240.

c egg cell cytoplasm.
z zone at edge of egg cell where minute starch grains lie very thickly.
t thick pitted wall.
j jacket cells, empty of starch.
en endosperm cells, with *s* starch grains, *p* protein grains.

Fig. 6. *Zamia floridana.* Small portion of cytoplasm of egg cell, shewing protein and starch grains. From microtome series, stained with iodine. >< 2200.

p protein granules of various sizes, sometimes very irregular in shape.
s groups of minute starch grains, apparently in plastid.
ss solitary starch grain in cytoplasm.
v usual vacuole.

Fig. 7. *Ginkgo biloba.* Low power drawing to shew relations of Archegonia to stored food in surrounding endosperm. From microtome series, triple stained. >< 54.

e egg cell with protein grains (represented by black dots).
j jacket cells.
d region of nearly empty cells round egg from which starch and protein has been dissolved.
s storage region of endosperm containing starch (pale rings) and protein (black dots).

Fig. 8. *Ginkgo biloba.* Small portion from fig. 7. >< 240.

e egg cell, finely granular with large protein granules *p*, cytoplasm slightly contracted away from jacket cells.
t thick pitted wall.
j jacket cells, with large nuclei and many very fine red staining granules in dense cytoplasm.
d endosperm cells empty of all stored food.
d' endosperm cells with small partly dissolved starch and protein grains.
s storage region with *p* protein and *g* starch grains.

Fig. 9. *Pinus Cembra.* Small portion of cytoplasm of egg cell, before the formation of digestive vacuoles. Shewing usual vacuoles and starch grains in cytoplasm. From hand section of fresh material stained iodine. >< 350.

s starch grains. *v* vacuoles.

Fig. 10. *Pinus sylvestris.* Small portion of cytoplasm of egg cell shewing digestive vacuoles („Hofmeister Körperchen“) with protein and starch grains. From hand section of fresh material stained iodine. >< 350.

d digestive vacuole.
p protein grains. *s.* starch grains.



Fig. 7.

Fig. 6.

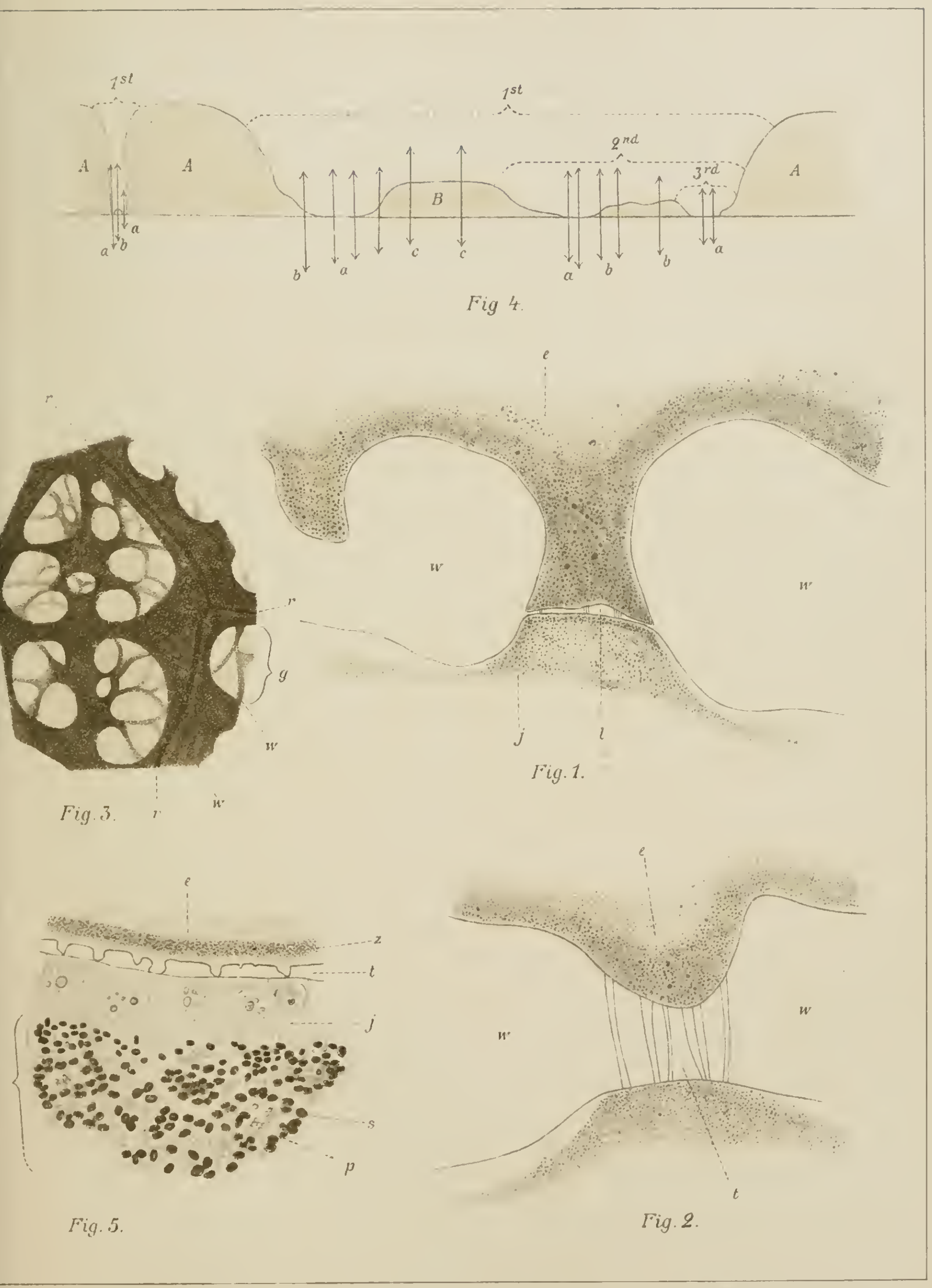
Fig. 8.

Fig. 9.

Fig. 10.

Stopes and Fujii del.
The Nutritive rel. of surround. Tiss. to Archeg in Gymnosperms

Verlag von G



rich in Dresden.

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

Morphologische und biologische Untersuchungen an Chara delicatula f. bulbillifera A. Braun.

Von

Otto Kuczewski.

Mit Tafel II u. III, und 19 Abbildungen im Text.

A. Bau und Entwicklung der Sprosse und Blätter von Chara delicatula Agardh und Ch. fragilis Desvaux.

I. Äußere Morphologie.

Chara delicatula ist am nächsten mit *Chara fragilis* verwandt und oft sehr schwer von der letzten zu trennen. Sie wurde zuerst von Agardh[1]) als selbständige Art aufgestellt. Später stellte sie A. Braun[2]) als eine Subspecies in den Formenkreis der *Chara fragilis* Desvaux ein. In seiner Bearbeitung der Characeen in Cohns Cryptogamenflora von Schlesien (1875) S. 411 stellt er wiederum zwei Formen unter der Bezeichnung *Ch. delicatula* zusammen, nämlich die von ihm selbst aufgefundene Form *bulbillifera* mit unterirdischen Knollen, und die von Itzigsohn[3]) als *Ch. verrucosa* beschriebene Pflanze. Er gibt von *Ch. delicatula* Agardh folgende Diagnose: „In allen Stücken kleiner, namentlich niedriger als die vorige *(Ch. fragilis* Desv.), meist feinblättrig, Stengel mit etwas ungleichmäßiger Berindung, die Mittelreihen etwas vorragend, ferner mit deutlichen vorragenden, zuweilen selbst stachelartig verlängerten Wärzchen besetzt. Stipularkranz wenigstens nach oben wohl entwickelt. Die 2 vordersten Blättchen (Vorblättchen) meist länger als die Frucht, die von der Seite einige Streifen weniger zeigt als *Ch. fragilis.* Durch anschwellende Stengelknoten ausdauernd. Läßt selbst wieder zwei Formen unterscheiden, von denen die eine, mit schwächeren Wärzchen am Stengel versehene, durch kreideweiße, stärkereiche, höckerige oder traubenartig zusammengesetzte Bulbillen, die sich aus den unterirdischen Stengelknoten entwickeln, ausgezeichnet ist (var. *bulbillifera),* die andere mit stärker entwickelten Stachelwarzen zwar mehr oder weniger anschwellende unterste Stengelknoten, aber keine entschiedenen Bulbillen besitzt (*Ch. verrucosa* Itzigsohn). Eine

---

[1]) Agardh, C. A., Systema algarum. 1824. S. 130.

[2]) Braun, A., Übersicht der schweizerischen Characeen. (Neue Denkschriften der schweizer. Gesellschaft für Naturwissenschaften. X. 1849. S. 21.)

[3]) Itzigsohn, H., Charologisches. (Botan. Zeitung. 1850. S. 337—340.)

sehr kleine sterile Form mit verkürzten Blattgliedern ist *Ch. annulata* *Wallmr.*

Migula[1]) faßt die *Ch. delicatula* wieder als Art auf, sagt aber: „Man könnte sie ebensogut als Varietät der letzteren (*Ch. fragilis* Desv.) auffassen.“ Zahlreiche unzweifelhafte Übergänge führen von *delicatula* zu *fragilis*. „Namentlich die Formen der *verrucosa*-Gruppe stehen in naher Beziehung zu den *formae barbatae* der *Ch. fragilis*, während die Bulbillen tragenden Formen eine mehr abgeschlossene eigene Varietät bilden. Vielleicht wäre es zweckmäßiger, nur diese Formen als *Ch. delicatula* zu bezeichnen und die *verrucosa*-Gruppe als eigene Reihe zu *Ch. fragilis* zu stellen.“ So viel Migula.

Es sind verschiedene Gründe, welche Veranlassung gaben, die Gruppe der *Ch. fragilis-delicatula* zum Gegenstande einer neuen einläßlichen Untersuchung zu machen. Die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen von Giesenhagen beschränken sich auf *Nitelleae* und unberindete *Chareae*, während Vertreter der typisch berindeten *Chareae* seit Braun und Sachs nicht mehr untersucht worden sind. Es wurde mir daher die Aufgabe gestellt, bei den Vertretern einer kleineren *Chara*-Gruppe die entwicklungs-geschichtlich-morphologischen Studien Giesenhagens fortzusetzen. Die *fragilis*-Gruppe schien dazu um so eher geeignet, als *Chara fragilis* durch die allbekannten Arbeiten von Braun und Sachs schon am eingehendsten untersucht worden ist und sich anderseits Gelegenheit bot, im Verlauf der Untersuchung auch die Entstehung und Bedeutung der für *Ch. delicatula* var. *bulbillifera* typischen Knöllchen festzustellen, was in der später mehrfach zu zitierenden Arbeit Giesenhagens noch nicht geschehen ist, da diesem Autor dazu lebendes Material fehlte.

Entsprechend diesen beiden Aufgaben gliedern sich die nachfolgenden Ausführungen in zwei Hauptabschnitte:

1. Bau und Entwicklung der Sprosse und Blätter von *Chara delicatula* Agardh und *Chara fragilis* Desvaux.

2. Untersuchungen über die vegetative Vermehrung von *Chara delicatula* var. *bulbillifera* A. Braun.

Hauptgegenstand des 1. und des 2. Teiles der Arbeit bildet *Ch. delicatula var. bulbillifera.* Im ersten Teile wurden vergleichsweise auch *Ch. delicatula* var. *verrucosa* und *Ch. fragilis* Desv. beigezogen. Da sich aber im Verlaufe der Untersuchung die völlige Übereinstimmung der Entwicklung dieser Arten oder Varietäten ergab, stützt sich die nachfolgende Darstellung hauptsächlich auf die Untersuchungsergebnisse bei *Ch. delicatula* var. *bulbillifera.* Die wenigen Abweichungen, welche im Entwicklungsgange der anderen untersuchten Formen vorkommen, sind in den Gang der Darstellung ebenfalls aufgenommen worden.

Das Untersuchungsmaterial von *Ch. delicatula* var. *bulb.* stammt aus dem kleinen Bache, der das Wasser des Katzensees (1 Stunde von Zürich) der Glatt zuführt. Im Laboratorium wurden zahlreiche

---

[1]) Migula, W., Die Characeen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. (Rabenhorsts Kryptogamenflora. Bd. V. 1897. S. 752.)

Kulturen angelegt, so daß ich mich stets sowohl des im Freien wachsenden, als auch des kultivierten Materials bei den Untersuchungen bedienen konnte.

Die in der Natur gesammelte Form *bulbillifera* unterscheidet sich nur wenig von der von Migula[1]) beschriebenen. Die Sprosse sind bis 12 cm lang, und ihre Internodien meistens 1 mm breit, bisweilen stark inkrustiert; die in Quirlen angeordneten Blätter (sog. primäre Blätter) sind selten länger als die Sproßinternodien. Jedem Blattquirl entspringt ein Seitensproß, der aus der Achsel des primär angelegten Blattes sich emporhebt. An den untersten Sproßknoten ist der Seitensproß (auch Achselsproß genannt) oft ziemlich lang, gegen die Vegetationsspitze des Hauptsprosses hin nimmt aber seine Länge rasch ab, so daß er an den jüngsten Knoten meistens makroskopisch nicht zu sehen ist. An den untersten Knoten überwinterter Sprosse sind oft außer dem Achselsprosse noch einige weitere Sprosse anderen Ursprunges wahrnehmbar.

Werden in der zweiten Hälfte der jährlichen Vegetationsperiode, von Anfang Juli bis Oktober, am Standorte Pflänzchen sorgfältig aus dem Substrate gezogen, so zeigen dieselben an den unteren Teilen zahlreiche Stengel- und Wurzelknöllchen verschiedener Größe. Beiderlei Organe sind vorwiegend rundlich, selten gelappt. Die gewöhnliche Größe der Stengelknöllchen beträgt 2—4 mm im Durchmesser, nur selten steigt der letztere bis 7 mm. Die Wurzelknöllchen sind im allgemeinen viel kleiner, ihr Durchmesser ist selten größer als 1 mm. Stengel- und Wurzelknöllchen sind ganz weiß, ihre Zellen sind nämlich dicht mit Reservestärke erfüllt. Im späten Frühjahr gesammelte Pflanzen dagegen zeigen viel spärlicher Knöllchen, oder, wenn dieselben noch reichlich vorhanden sind, enthalten sie bedeutend weniger Stärke; sie sind ganz oder teilweise entleert und dementsprechend auch mehr oder weniger durchsichtig. Von den Sproßknöllchen aus entspringen im Frühjahr Sprosse, entweder vereinzelt oder in ganzen Büscheln. An den Wurzelknöllchen von Frühjahrspflanzen habe ich dagegen nie einen Sproß gesehen, auch gelang es mir nie, dieselben in der Kultur zur Sproßbildung zu veranlassen. Da die Wurzelknöllchen aber im späteren Frühjahr, im Mai und Juni, meistens stärkeleer sind, so ist es wahrscheinlich, daß sie, wie auch Giesenhagen[2]) vermutete, unter normalen Umständen selbst nicht zur Sproßbildung befähigt sind, sondern die in ihren Zellen gespeicherte Stärke gelöst und nach anderen Orten des Verbrauchs transportiert wird. Teilweise findet jene Stärke auch zum Aufbau der an den Wurzelknöllchen stets zahlreich auftretenden Rhizoiden Verwendung.

In der Kultur nimmt *Ch. delicatula* einen in vieler Hinsicht abweichenden Habitus an; die Sprosse werden in erster Linie viel zarter, sind weniger inkrustiert und erreichen oft eine Länge von

---

[1]) Migula, W., l. c.

[2]) Giesenhagen, K., Untersuchungen über die Characeen. 1. Die Wurzelknöllchen der Characeen. (Flora oder allg. bot. Zeitung. Bd. 82. Jahrg. 1896. S. 419.)

20—30 und mehr cm. Ihre Verzweigung ist sehr reichlich, namentlich in den unteren Quirlen. Ein großes Aquarium 80 cm lang, 20 cm breit und 25 cm hoch, in welchem acht kleine Büschchen von *Ch. del.* var. *bulb.* im Juli eingepflanzt worden waren, war nach drei Monaten von Sprossen fast vollständig erfüllt; viele derselben erreichten eine Länge von 30 und mehr cm.

Die Blätter und Internodien der kultivierten Sprosse übertreffen an Länge diejenigen der im Freien gewachsenen. In einem Falle erlangten sie sogar Dimensionen, die auch bei anderen langblättrigen *Chara*-Arten selten sind: in einer Kultur vom 12. Dezember 1903 begannen die Sprosse im Februar 1904, nachdem sie vorher nur geringes Wachstum gezeigt hatten, rasch und stark zu wachsen, wobei die Blätter bis 70 mm lang, die Sproßinternodien bisweilen noch viel länger wurden. Allmählich stellten die Sprosse dieses ungewöhnlich starke Wachstum ein, und im Mai war der Zuwachs wieder ziemlich normal; die Blätter und Sproßinternodien waren 25—35 mm lang in erwachsenem Zustande. Aus diesen Tatsachen geht hervor, daß *Ch. delicatula*, was die Dimensionen der Blätter, Internodien und Sprosse anbetrifft, sehr variabel sein kann.

Die Zahl der Blätter eines Quirls variiert zwischen 6 und 8. An Sprossen, die in ihrem Wachstum gehemmt sind, ist sie meist 6; an kräftigen und rasch wachsenden Pflanzen beträgt sie 7 bis 8.

Die Länge der Blätter schwankt zwischen 2 und 70 mm, gewöhnlich variiert sie zwischen 20 und 30 mm. An einem und demselben Sprosse kann sie sehr verschieden sein, was eine Folge der starken Reaktionsfähigkeit auf Veränderungen der äußeren Einflüsse ist. An einem und demselben Quirl dagegen ist der Unterschied zwischen einzelnen Blättern gewöhnlich makroskopisch nicht merklich, wenn er auch in Wirklichkeit vorhanden ist. Die Ursache ist begreiflich: da die Blätter eines Quirls sehr rasch nacheinander angelegt und fast gleichzeitig ausgebildet werden, so kann auch eine Veränderung äußerer Faktoren nur einen geringen Einfluß auf die Ausbildung eines Blattes gegenüber einem anderen desselben Quirls haben.

Die Zahl der primären Glieder (jedes Blatt wird durch rasch aufeinanderfolgende Teilungen der Blattscheitelzelle in eine Anzahl von sog. primären Gliedern zerlegt) an einem Blatte variiert zwischen 10 und 6; in einem und demselben Quirl ist die Differenz in der Gliederzahl nicht so groß; selten beträgt sie mehr als 2.

Von 180 Blättern verschiedener Pflanzen derselben Kultur besaßen:

37	Blätter	. . . .	10	Glieder
127	"	. . . .	9	"
11	"	. . . .	8	"
4	"	. . . .	7	"
1	"	. . . .	6	"

Am häufigsten tritt also die Zahl 9 auf (70 % der Gesamtzahl).

Die Zahl der berindeten Glieder variiert auch, oft in einem und demselben Quirl, ziemlich stark, meistens zwischen 6 und 8.

Die Zahl der unberindeten Glieder, der Endglieder also, schwankt zwischen 1 und 3; am häufigsten tritt die Zahl 2 auf. Bisweilen bleiben auch einige Glieder in der Mitte des Blattes unberindet; dieser Fall kommt aber sehr selten vor, meistens nur bei den sog. nacktfüßigen Zweigen.

Aus der Untersuchung von Blättern verschiedener Länge (starke Veränderungen der Blattlänge sind namentlich die Folge verschieden starker Belichtung) — 3 mm bis 40 mm — ergab sich, daß in allen Fällen die Zahl der primären Querteilungen in den Blättern, ihre primäre Gliederung, zwischen 7 und 10 schwankte (bei kleinen Blättern zwischen 7 und 9; die Zahl 6 tritt nur ausnahmsweise auf) — also innerhalb gewisser Grenzen konstant ist. Die Länge der erwachsenen Blätter hängt also in erster Linie von der Länge der Blattinternodien und nicht von der Zahl derselben ab. Es haben also die äußeren Faktoren einen geringen Einfluß auf die Teilungsfähigkeit der Blattscheitelzelle, einen sehr großen dagegen auf die Streckung der in Knoten und berindete Internodien differenzierten Glieder, indem sie hemmend oder fördernd wirken.

Die Zahl der fertilen Knoten eines Blattes kann ebenfalls sehr verschieden sein; Migula[1]) gibt an, daß „meist nur die beiden ersten Knoten fertil sind, selten noch ein dritter" — in meinen Kulturen stieg die Zahl bisweilen auf 6, meistens war sie 4, nie weniger als 3.

Die Länge der Sproßinternodien nimmt von der Spitze des Sprosses gegen die Basis zu; die Maße der successiven Internodien sind an einem lebhaft wachsenden Sprosse meistens ungefähr die folgenden:

Internodien	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.
Länge in mm	0,017	0,037	0,115	0,350	1,155	5	20	21,8

Nimmt man mit Askenasy[2]) an, daß jedes Internodium nach gleichen Zeitintervallen die Längen der aufeinanderfolgenden Internodien gezeigt habe, so würde jedes einzelne Internodium folgende große Periode des Wachstums aufweisen (Zuwachs in mm in gleichen Zeitabschnitten):

1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	
0,020	0,078	0,235	0,805	3,845	15	1,8	mm

Bei diesem Längenwachstum besitzt vermutlich jedes Internodium seine Maximalwachstumszone, die entweder von der Spitze nach der Basis oder umgekehrt von der Basis nach der Spitze fortrückt.

Diese Angaben gelten aber nur für Sprosse, die während längerer Zeit in völlig gleich bleibenden Verhältnissen wachsen. Da aber, wie wir gesehen haben, die Characeen außerordentlich empfindlich gegen die Veränderung äußerer Faktoren sind, so kommt es nicht selten vor, daß zwischen einigen langen Internodien sich kürzere,

---

[1]) Migula, W., l. c. S. 755.

[2]) Askenasy, E., Über eine neue Methode, um die Vertheilung der Wachsthumsintensität in wachsenden Theilen zu bestimmen. (Verhand. d. naturhist.-mediz. Vereins zu Heidelberg. II. 1880. S. 70—146.)

aber dennoch völlig ausgewachsene finden. Die große Wachstumsperiode jedes Internodiums wird durch Wechsel der äußeren Faktoren vermutlich nicht gestört: nur der Gesamtzuwachs wird kleiner, respektive größer, als unter gleich bleibenden Verhältnissen.

Sowohl die Sproß- als Blattinternodien sind an normalen Pflanzen vollkommen berindet. Die Zahl der sog. Rindenröhrchen beträgt 3 (n—1) am unteren Teil des Sproßinternodiums, 3 n am oberen Teil desselben, wenn die Zahl der Blätter an einem Quirle gleich n ist. Jeder Blattbasalknoten (der unterste Knoten des Blattes) liefert, mit Ausnahme des Basalknotens des primär an einem Quirle angelegten Blattes (Blatt I), drei Rindenröhrchen nach oben und drei nach unten. Dieselben sind von verschiedenem Werte: Vom Basalknoten eines jeden Blattes aus geht je ein Rindenröhrchen nach oben und unten; es sind dies die sog. Mittelreihen, die mit kleinen Warzen oder Stacheln in regelmäßigen Abständen besetzt sind. Von den Mittelreihen aus, als Blättchen derselben, gehen die sog. Nebenreihen, die sich beim Wachstum zwischen die Mittelreihen einschieben. In der Mitte des Internodiums stoßen die von oben und unten wachsenden Röhrchen zusammen. Infolge der während der Streckung der Internodien auftretenden Drehung derselben verlaufen die Rindenröhrchen nicht parallel der Längsachse, sondern in Spiralen um das Internodium.

Die Mittelreihen sind bei *Ch. delcatula* stärker ausgebildet, als die Nebenreihen, ragen also über dieselben hinaus; bei der typischen *Ch. fragilis* sind Mittel- und Nebenreihen gleich stark ausgebildet.

Die Berindungsstacheln sind bei *Ch. fragilis* nur als kleine, runde Zellen vorhanden; bei einigen Formen allerdings treten sie als gut ausgebildete Stacheln auf. Bei *Ch. delicatula*, besonders bei der Form *verrucosa*, sind ebenfalls typsche Stacheln vorhanden; aber auch in den extremen Fällen sind diese, verglichen mit den Berindungsstacheln anderer *Chara*-Arten, wie *Ch. crinita, rudis, strigosa* usw., nur klein, selten sind sie zweimal so lang als breit.

Die Berindung des Blattes ist einfach. Der Blattknoten jedes Blättchens 2. Ordnung liefert 2n Rindenröhrchen nach unten und 2n nach oben, wenn n die Zahl der Blättchen 2. Ordnung ist. (Unter Blättchen 2. Ordnung verstehen wir solche, welche sich an dem Knoten eines primären Blattes entwickeln; bei *Ch. delicatula* sind sie in eine nicht gestreckte Internodialzelle, einen Basalknoten und ein Endglied differenziert.) Da der erste Blattknoten, der Basalknoten eines jeden primären Blattes, keine Blattberindung liefert, so wird das unterste Blattinternodium nur durch absteigende Rindenröhrchen des zweiten Blattknotens berindet. — Die von unten und von oben wachsenden Rindenröhrchen über einem Blattinternodium stoßen in der Mitte desselben zusammen. Es sind gewöhnliche, einzellige Schläuche, welche niemals die Gliederung in Knoten und Internodialzelle aufweisen, wie dies bei den Mittelreihen der Sproßberindung der Fall ist. Dementsprechend ist die Berindung eines Blattes glatt, ohne Bestachelung. Da die Blattinternodien nur ausnahmsweise eine Drehung wie die des Sprosses besitzen, so verlaufen die Rindenröhrchen ziemlich parallel zur Längsachse des

Blattes. Alle Internodien des Blattes, mit Ausnahme der 1—3 Endglieder, sind vollkommen berindet; dies gilt für sterile Blätter. Bei den fertilen Blättern liefert der Antheridiumbasalknoten (das Antheridium entsteht an Stelle eines Blättchens 2. Ordnung) keine Röhrchen nach oben, ihre Stelle wird von dem Oogonium und von zwei Bracteolen eingenommen; dementsprechend ist die Zahl der nach oben wachsenden Rindenröhrchen eines jeden Internodiums bei den fertilen Blättern 2n—2.

Die Blättchen 2. Ordnung von *Ch. delicatula* sind wie bei allen anderen *Chara*-Arten stets einzellig (wenn wir nur das nach außen ragende Endglied ins Auge fassen und von dem nicht gestreckten Internodium und dem flachen Basalknoten absehen); auf der Außenseite des Blattes sind sie als kleine runde Warzen sichtbar; gegen die innere Seite des Blattes nehmen sie an Länge zu, und können oft, besonders bei fertilen Blättern, beträchtliche Dimensionen erreichen. Die zwei letzten dem Antheridium angrenzenden Blättchen werden bisweilen ebenso lang oder etwas länger als das reife Oogonium.

Unter den primären Blättern der berindeten Characeen — in einigen Fällen auch bei den unberindeten — sieht man unmittelbar an ihrer Ansatzstelle einen Kranz kleiner, meistens einzelliger Blättchen, die sog. Stipularblättchen. Bei *Ch. fragilis* und *delicatula* sind sie stets zweireihig angeordnet, können also in obere und untere Stipularblätter unterschieden werden; jedes Blatt besitzt zwei obere und zwei untere Stipularblätter. Die oberen sind größer als die unteren, welch letztere meist nur als runde Warzen auftreten. (Fig. 9 Seite 67.) Indessen sind selbst die oberen im Vergleich zu denjenigen anderer Charen, wie *Ch. hispida, rudis* usw. sehr kurz. Bei einigen Formen von *fragilis (f. barbata)* und bei *Ch. delicatula* Form *verrucosa* können die oberen Stipularblätter bisweilen beträchtliche Dimensionen erreichen (Fig. 4, 5, 6, Taf. I).

In sehr seltenen Fällen bleiben die oberen Stipulae nicht einzellig, sondern werden gleich einem Blatte in Internodium, Knotenzelle und Endglied gegliedert, ja bisweilen auch berindet (Fig. 5 Taf. I).

Auf die Entwicklung und Ausbildung der Sproß- und Blattberindung wollen wir bei der Entwicklung des Sproßknotens näher eingehen.

II. Entwicklung des Hauptsprosses.

Die Characeen, ohne Ausnahme, sind bekanntlich radiär gebaute Gewächse, die ein unbegrenztes Spitzenwachstum besitzen. Die Spitze des Sprosses wird von einer halbkugelig vorgewölbten Scheitelzelle eingenommen, die dicht mit Protoplasma erfüllt ist; in der Mitte der Zelle befindet sich ein großer runder Kern, der ein oder zwei runde Nucleolen besitzt.

Nach einer mitotischen Teilung des Kernes, wobei die Spindel in der Richtung der Längsachse des Sprosses verläuft, wird die

Scheitelzelle V in eine neue Scheitelzelle v und eine Gliederzelle g geteilt, welch letztere nach A. Braun[1]) als primäre Gliederzelle bezeichnet wird.

Die neue Scheitelzelle v wächst zur ursprünglichen Größe V heran und teilt sich wiederum in gleicher Weise. Noch bevor die Scheitelzelle v ihre ursprüngliche Größe erreicht hat, erfolgt in der primären Gliederzelle g eine mitotische Teilung, nach welcher die Zelle durch eine nach oben gewölbte Membran in eine obere scheibenförmige Zelle, die primäre Knotenzelle K, und eine niedrigere untere, bikonkav-linsenförmige Zelle, die primäre Internodialzelle i zerlegt wird. (Fig. 11A S. 75.)

Da diese Vorgänge des Heranwachsens der Zelle v zur Zelle V und die Teilungen nach den von Giesenhagen[2]) und Ernst[3]) gebrauchten Formeln:

$$V = v + g$$
$$g = k + i$$

sich stets wiederholen, so wird schließlich der aus einer Scheitelzelle V hervorgegangene Sproß aus einer Scheitelzelle v und einer Anzahl von Knoten- und Internodialzellen bestehen, was sich folgendermaßen ausdrücken läßt:

$$V = [v + (k_n + i_n) + (k_{n-1} + i_{1-n}) + \dots . (k_1 + i_1) + (k + i)]$$

Diese Formel gilt ohne Ausnahme für den Aufbau sämtlicher bis jetzt untersuchten Characeensprosse.

Wie es wohl bekannt ist, erfahren die Internodialzellen keine Teilungen mehr, strecken sich aber in die Länge oft so stark, daß sie zu den größten Zellen des Pflanzenreiches gerechnet werden können.

Die scheibenförmige Knotenzelle erfährt eine Reihe von gesetzmäßigen Teilungen. Aus den hierbei gebildeten Zellen gehen in erster Linie primäre Blätter, Stipularblätter, Berindung der Sproßinternodien und ein Achselsproß hervor, ferner eine Gruppe von embryonalen Zellen, die unter besonderen Umständen zu Rhizoiden, Zweigvorkeimen oder nacktfüßigen Zweigen auswachsen können.

Die jüngsten Entwicklungsstadien der primären Blätter erfolgen bei *Ch. delicatula* wie bei allen bis jetzt untersuchten Arten. Es genügt daher nur kurz auf diese ersten Teilungen einzutreten, da sie in den Arbeiten von Giesenhagen und Ernst ausführlich beschrieben worden sind.

Nach dem Auftreten der primären Halbierungswand, die für die Sproßknoten sämtlicher Characeen so charakteristisch ist, werden rechts und links von derselben Segmente abgegliedert (Fig. 1 A—E). Die erste dieser Segmentzellen u_1 wird rechts von der primären Querwand angelegt, die zweite u_2 links. Die weiteren

---

[1]) Braun, A., Über die Richtungsverhältnisse der Saftströme in den Zellen der Characeen. (Monatsber. d. Akad. d. Wiss. in Berlin. 1852 u. 53.)

[2]) Giesenhagen, K., Untersuchungen über die Characeen. II. Der Bau der Sproßknoten bei den Characeen. (Flora. 83. J. 1897. S. 165.)

[3]) Ernst, A., Die Stipularblätter von *Nitella hyalina*. (Vierteljahrsch. d. Naturforsch. Gesellsch. in Zürich. Jahrg. XLIX. 1904. Heft 1. S. 15.)

Teilungen folgen in jeder Hälfte an einem energisch wachsenden Sproße so rasch, daß man auch hier wie bei *Nitella hyalina* und den von Giesenhagen untersuchten Arten kaum feststellen kann, ob die bekannte Reihenfolge: je eine Zelle rechts, je eine Zelle links — innegehalten werde. Im folgenden sollen aber doch, wie es auch bei Giesenhagen und Ernst geschehen ist, die Urblattzellen u in der Weise bezeichnet werden, als ob sie immer in der früher als Regel angenommenen Reihenfolge angelegt würden.

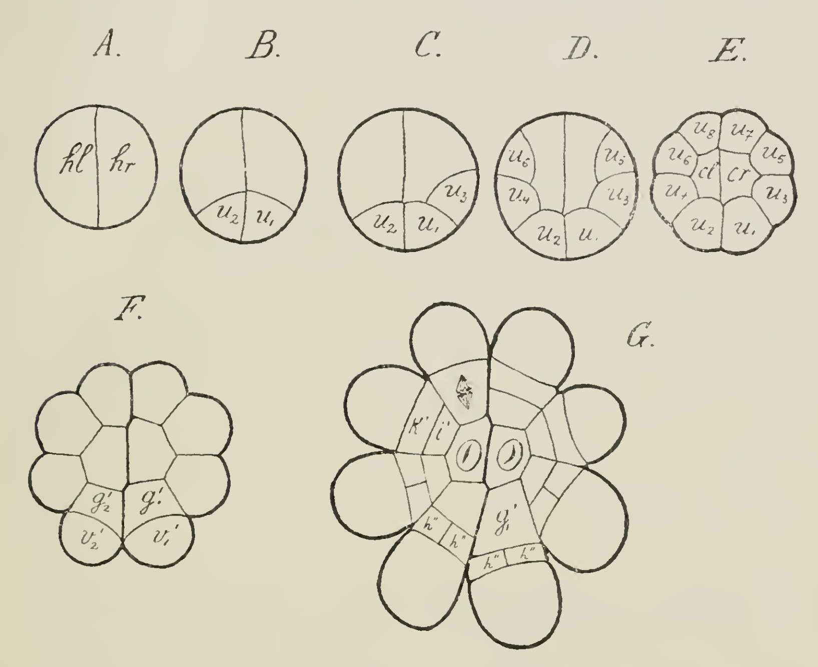


Fig. 1. Querschnitte junger Sproßknoten von *Ch. delicatula f. bulbillifera A. Braun* in verschiedenen Stadien der Entwicklung.

A.—E. Bildung der Segmentzellen u (Urblattzellen) und der beiden Restzellen cr und cl. F. und G. Entwicklung der Blatturzellen: In F. Teilung der Zellen u in eine Scheitelzelle v′ und Gliederzelle g′. In G. weitere Teilung der Gliederzellen g′ in Knotenzelle k′ und Internodialzelle i′: die Kernkörperchen der Kerne in den Restzellen cl und cr sind bereits spindelförmig. Vergr.: $^{260}/_{1}$.

Die bis jetzt geschilderten ersten Teilungen in den Sproßknoten finden nach der Giesenhagenschen Bezeichnung in folgender Formel ihren Ausdruck:

$$k = hr + hl = cr + u_1 + u_3 + u_5 + u_7 + cl + u_2 + u_4 + u_6 + u_8$$
$$= (cr + cl) + (u_1 + u_2 + u_3 + u_4 + u_5 + u_6 + u_7 + u_8)$$

Gewöhnlich finden wir bei *Ch. delicatula* acht Urblattzellen; es kommt aber vor, wie schon früher erwähnt worden ist, daß die Zahl der Blätter und daher selbstverständlich auch die Zahl ihrer Urzellen 6 oder 7 sein kann.

Ist die Zahl der Blätter der Knoten desselben Sprosses die gleiche oder eine wechselnde, so gilt als Regel für *Ch. delicatula* wie

für die anderen Characeen, daß das aus der Zelle u_1 hervorgegangene Blatt I gegenüber dem entsprechenden Blatte des vorhergehenden Quirls in seiner Anlage um eine halbe Blattbreite nach rechts vorn verschoben ist. An einem erwachsenen Sprosse ist die spiralige Anordnung der ersten Blätter aufeinanderfolgender Quirle verändert, da die Internodialzellen bei ihrer Streckung oft in verschiedenem Maße drehwüchsig sind.

Nach den ersten Teilungen besteht also der Sproßknoten aus den zwei stammeigenen Zellen cr und cl und im Maximum 8 peripherischen Zellen u. Die flachen, stammeigenen Zellen sind die niedrigsten des Knotens und nehmen an der weiteren Entwicklung des Sprosses nur einen geringen Anteil. Sie verhalten sich nämlich wesentlich anders, als die stammeigenen Zellen bei den Gattungen *Nitella*, *Tolypella*, *Lamprothamnus*, indem in ihnen die späteren Teilungen, wie sie für die eben genannten Gattungen beschrieben worden sind, unterbleiben. Schon sehr früh (Fig. 1 G, Querschnitt durch den 3. Knoten unterhalb der Scheitelzelle) ist auch bei der mikroskopischen Untersuchung erkennbar, daß die stammeigenen Zellen nicht mehr teilungsfähig sind. Die Nucleolen ihrer noch fast runden Kerne haben nämlich bereits spindelförmige Gestalt angenommen, was auch in anderen Zellen der Characeen nach Dębski[1]) der erste Schritt zur Fragmentation des Kernes ist. Mit Beginn der Kernfragmentation verlieren die Kerne das Vermögen zur Mitose, und damit die Zellen die Möglichkeit zu weiteren Teilungen.

Wenden wir uns jetzt der weiteren Entwicklung der peripheren Urblattzellen u zu.

III. Die Seitenorgane des Hauptsprosses.

1. Bau und Entwicklung der Blätter.

Jede der peripheren Zellen u des Sproßknotens stellt eine abgestumpfte Pyramide dar, deren Grundfläche auf der Knotenoberfläche liegt, deren stumpfe Spitze an eine der beiden Restzellen angrenzt, und deren vier seitliche Wände von zwei Teilungswänden und je einem Stück der oberen und unteren Querwand der primären Knotenzelle gebildet werden (Fig. 1 E, F und Fig. 2 Taf. I). Die Urblattzellen von *Ch. delicatula* unterscheiden sich also von denjenigen der bis jetzt untersuchten Characeen in keiner Weise.

Bevor noch der Kranz der Zellen u geschlossen wird, zeigt häufig schon die Zelle u_1 die Tendenz sich weiter zu entwickeln. Gleichzeitig mit dem Wachstum des ganzen Knotens fangen die Segmentzellen u_1—u_8 an zu wachsen und ihre Gestalt zu verändern. Es äußert sich dies in erster Linie in der Gestaltsveränderung der Grundfläche jeder Zelle, indem diese sich nach außen stark hervorzuwölben beginnt. Nachdem die Hervorwölbung die Form einer

[1]) Dębski. Br. Beobachtungen über Kernteilung bei *Chara fragilis Desv.* (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXX. 1897.)

Halbkugel erlangt hat, tritt in der Zelle eine mitotische Kernteilung ein, und die Zelle wird durch eine Wand in eine äußere v′ und eine innere im Knoten fast verborgene Zelle g′ zerlegt (Fig. 1 F, Fig. 2 Taf. I). Die neugebildete perikline Wand verläuft tangential und zwar so, daß die Zelle g′ ringsherum einen schmalen Streifen freier Oberfläche besitzt, der freilich seitlich auf ein Minimum reduziert ist. Es tritt hier, allerdings nicht so stark ausgeprägt wie bei *Lamproth. alopec.*,[1]) die Erscheinung auf, daß die Blattanlagen so dicht gedrängt am Knotenumfang stehen, daß sie sich seitlich mit größerer Fläche berühren, und die erste Perikline 1—1 in jeder Anlage seitlich statt freie Oberfläche diese Berührungsfläche trifft.

Die Teilung der Zelle u verläuft also wieder nach dem allgemeinen Gesetze:

$$u = v' + g';$$

v′ ist die Blattscheitelzelle, welche durch wiederholte Teilungen die Gliederzellen erzeugt, die zusammen mit der primären Gliederzelle g′ und der ihre Teilungsfähigkeit bald verlierenden Scheitelzelle v′ das primäre Blatt bilden. — Bis zu dem Stadium $u = v' + g'$ ist die Entwicklung aller Zellen u im Sproßknoten dieselbe; in der weiteren Teilung der Zelle g′ verhält sich die von u_1 abstammende, den Achselsproß liefernde Zelle g_1', verschieden von den ihr in der Entwicklung gleichwertigen Zellen g_2'—g_8. Bei den Zellen u_2'—u_8' tritt die Teilung der Zelle g′ nach der Formel

$$g' = k' + i' \quad \text{(Fig. 1 G)}$$

ein, während sie bei der Entwicklung der Zelle u_1 nach der Formel

$$g' = k' + i' + v'' \quad \text{(S. 75, 76, 77)}$$

stattfindet. Es zeigt dieser Teilungsschritt also Übereinstimmung mit dem Verhalten bei *Lamproth. alop.* und *Chara stelligera*, wobei allerdings bei *Ch. delicatula* die äußere Erscheinung des durch die 2. Formel ausgedrückten Teilungsvorganges eine wesentlich andere ist, als bei *Lamproth. alop.*, und sich viel mehr der *Ch. stelligera* anschließt.

Betrachten wir zunächst die Weiterentwicklung der Gliederzellen g′ der Blätter, mit Ausnahme derjenigen des Blattes I. Wie wir gesehen haben, wurde bei sämtlichen Blättern (Ausnahme Bl. I) die Gliederzelle g′ in k′ und i′ geteilt. k′ ist die erste Knotenzelle, die sogenannte Basalknotenzelle, i′ — die erste Internodialzelle des primären Blattes.

Die Teilungswand verläuft so, daß die Internodialzelle gänzlich in dem Sprosse verborgen bleibt und keine freie Oberfläche besitzt; dementsprechend kann sie bei dem Wachstum des Sprosses nur wenig an Größe zunehmen. Sie teilt sich nicht mehr. Ihre Form läßt sich leicht aus der Fig. 1 G (i′) und Fig. 11 B (i′) vorstellen.

Die Basalknotenzelle stellt im Flächenschnitt eine schmale, mehr ovale als runde Scheibe dar (Fig. 2). Bei älteren Basalknoten tritt die langgestreckte, mehr viereckige als ovale Form stark hervor (Fig. 7), da die Ausdehnung der Blattbasis in der Längsrichtung schneller fortschreitet, als auf dem Äquator der Knotenoberfläche.

[1]) K. Giesenhagen, l. c. II. Flora. Bd. 85. 1898. S. 33.

Nach innen hin grenzt der Basalknoten an die erste Internodialzelle des Blattes und zwei benachbarte Sproßinternodien (Fig. 2 E), vorne an die 2. Gliederzelle (resp. Internodialzelle) des Blattes, seitlich an zwei benachbarte Blattbasalknoten (Fig. 1 G). Die Basalknotenzelle besitzt oben, unten, als auch seitlich, also ringsherum, einen Streifen freier Oberfläche (Fig. 1 G, Fig. 2 Taf. I).

Gehen wir jetzt zur weiteren Entwicklung der Basalknotenzelle der primären Blätter II—VIII über.

Der Basalknoten ist den übrigen Blattknoten homolog, und verhält sich auch bei der Teilung wie ein Blattknoten, zeigt also eine charakteristische Abweichung vom Teilungsvorgang der Sproßknoten. Es wird nämlich eine Reihe von Segmentzellen abgegliedert ohne vorheriges Auftreten einer Halbierungswand, wie es bei dem Sproßknoten der Fall ist. Übereinstimmend mit den bis jetzt untersuchten Characeen wird auch bei *Ch. delicatula* zuerst das gegen die Sproßspitze gerichtete Segment u_1' ausgeschnitten (Fig. 2 A und E). Die Wand 1—1 verläuft etwas schief von vorne nach hinten (Fig. 2 E). Dann werden nacheinander die seitlichen Zellen u_2' und

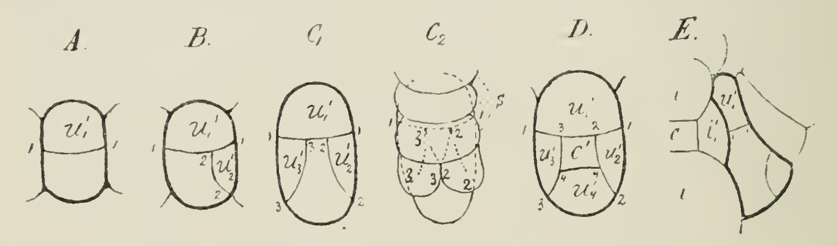


Fig. 2. Entwicklungsstadien eines Blattbasalknotens.

A.—D. Tangentialschnitte; Bildung der vier Segmente u_1' u_4'; C_1. und C_2. zwei aufeinanderfolgende Tangentialschnitte durch denselben Basalknoten, um den Verlauf der Wände 2⁰—2 und 3—3 zu demonstrieren: s die auf den Basalknoten folgenden Blattglieder; E. Längsschnitt durch einen jungen Basalknoten. Vergr.: 190/1.

u_3' und zwar meistens die vorne rechts gelegene zuerst angelegt (Fig. 2 B und C). Der Kranz der peripheren Zellen wird schon durch die 4. Zelle u_4' geschlossen (Fig. 2 D): es besteht also der sogenannte Basalknoten eines primären Blattes aus fünf Zellen: vier peripheren Zellen und einer nicht mehr teilungsfähigen zentralen Zelle c'. Denselben Teilungsvorgang finden wir bei sämtlichen primären Blättern des Sproßknotens, das Blatt I mitgerechnet. Die Formel lautet:

$$k' = u_1' + u_2' + u_3' + u_4' + c',$$

und sie gilt sowohl für *Ch. delicatula* als auch für *Ch. fragilis*. In dem für die Zerteilung des Basalknotens aller Characeen von Giesenhagen aufgestellten Gesetz:

$$k' = c' + u_1' + u_2' + \dots + u_{n-1} + u'_n$$

haben wir also für n stets die Zahl 4 einzusetzen. Bei *Ch. stelligera* ist die Zahl der Zellen u' wechselnd, und in dieser Hinsicht nähert

sich diese Art mehr den Nitellen. *Lamproth. alop.*, wo n = 2 ist, kann infolge dieser Konstanz der *Ch. delic.* und *Ch. fragilis* schon eher an die Seite gestellt werden. Freilich wird bei *Lamprothamnus* die Zentralzelle c′ zu einem Zellkomplex, bei *fragilis* und *delicatula* bleibt sie stets ungeteilt: dieser Unterschied ist aber von untergeordneter Bedeutung, da die Vielzelligkeit der Zentralzelle bei *Lamproth. alop.* nur zur Verstärkung des Basalknotens dient, und zu keinerlei abweichenden Neubildungen führt. Da bei *Lamproth.* die Zentralzelle sehr groß ist (sie bildet in erster Anlage ungefähr $^1/_3$ des Basalknotens, in ausgewachsenem Zustande sogar fast $^1/_2$ desselben), so ist eine solche nachträgliche Zerteilung derselben sehr einleuchtend. Bei *Ch. delicatula* wird der größte Teil der Basalknotenzelle zur Bildung der vier Segmentzellen u_1'—u_4' verwendet, der verbleibende Rest, die Zentralzelle c′ ist im Verhältnis zum gesamten Basalknoten klein, und es sind nachträgliche Teilungen, wie sie bei *Lamproth.* zur Fächerung des großen Raumes eintreten, hier überflüssig.

Jede der 4 peripheren Zellen des Basalknotens von *Ch. delicatula* dient einem ganz bestimmten Zwecke. Eine ebenso vollständig durchgeführte Differenzierung fehlt allen von Giesenhagen und Ernst untersuchten Arten. Am wenigsten ist sie ausgeprägt bei den Nitellen; bei letzteren ist die Zahl der in einem Knoten auftretenden Zellen eine sehr schwankende: der Ring der peripheren Zellen bleibt z. B. bei *N. gracilis* und *N. syncarpa* nach unten offen; bei *N. cernua* und *N. hyalina* wird er aber meistens schon geschlossen. Aus den Abkömmlingen der Zelle u'_1 können verschiedenartige akzessorische Gebilde entstehen, wie radiäre Sprosse, Zweigvorkeime, Wurzelfäden: die Zellen u'_2, u'_3 usw. entwickeln sich meistens nicht mehr, oder liefern, wie bei *N. cernua*, durch fortgesetzte Teilungen rings um die Blattbasen ein feinmaschiges Gewebe. Nur bei *N. hyalina* tritt die Differenzierung der peripheren Zellen mehr hervor, indem die Zellen u'_2, u'_3 und u'_4 in der Regel zu ganz identischen Stipularblättchen werden. Bei *Tolypella* ist der Ring der peripheren Zellen geschlossen, aus denselben entstehen frühzeitig, abweichend von den Nitellen, akzessorische Blättchen mit Geschlechtsorganen, oder blattähnliche Strahlen mit endständigen Antheridien, oder direkt Oogonien. Eine scharfe Differenzierung der Anlagen tritt auch hier nicht auf. Viel höher differenziert ist der Basalknoten von *Lamprothamnus alop.* Erstens ist die Zahl der Segmentzellen eine ganz bestimmte, nämlich 2. Dann bildet die Zelle u'_2 nur einzellige Stipularblättchen (1—3), in der Regel nur eines. Die höchste Differenzierung tritt aber bei den berindeten Charen auf. Bei *Ch. fragilis* und *delicatula* z. B. ist also die Zahl der Segmente konstant 4; jedes derselben entwickelt sich zu einem ganz bestimmten Gebilde. Aus der Zelle u'_1 geht ein sog. oberer Berindungslappen des Sproßinternodiums und ein Komplex von embryonalen Zellen hervor. (Eine Ausnahme bildet die Zelle u'_1 des Blattes I, von welcher kein Berindungslappen gebildet wird). Aus den Zellen u'_2 und u'_3 gehen die Stipularblätter hervor. Die Zelle u'_4 bildet

den nach unten gerichteten Berindungslappen des Sproßinternodiums.

Bevor wir zu der weiteren Entwicklung der 4 Segmentzellen übergehen, wollen wir uns etwas näher mit ihrer Form beschäftigen. Diese läßt sich am besten an einer schematisierten Figur veranschaulichen, ähnlich derjenigen, die Giesenhagen für den Basalknoten von N. *gracilis* gezeichnet hat. Fig. 3 A stellt einen ganz

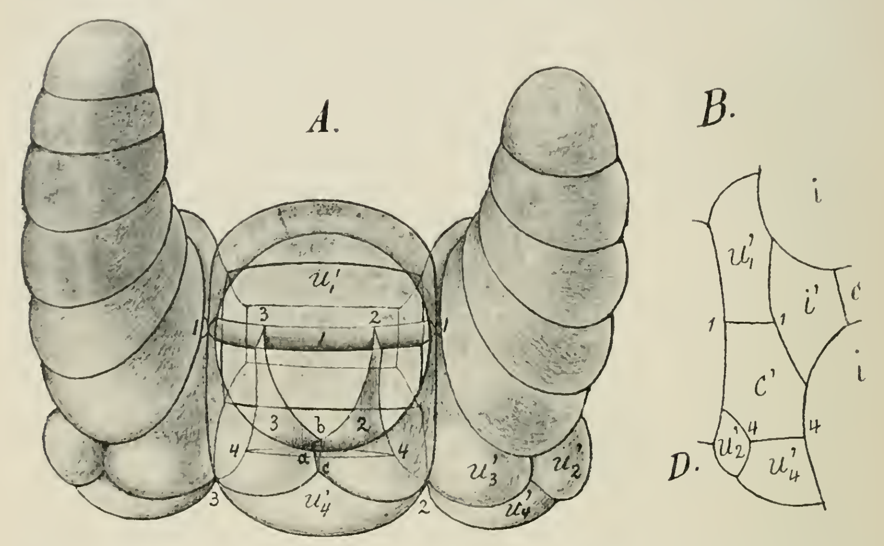


Fig. 3. Schema der Zellanordnung im Basalknoten eines Blattes von *Ch. delicatula*. A. von vorne gesehen, B. im Medianschnitt. u_1' u_4' sind vier periphere Segmente; c' die Zentralstelle des Basalknotens; a b c dreieckiges gemeinsames Wandstück zwischen u_3' und u_2'; i Sproßinternodien; c eine der beiden Zentralzellen des Sproßknotens; i' das Blattinternodium. Vergr.: $^{470}/_1$.

jungen Sproßknoten in der Vorderansicht dar. Das obere Sproßinternodium ist nur wenig gestreckt, das untere etwas stärker. Von den drei Blättern ist das mittlere, genau nach vorne gegen den Beschauer gerichtete, so gezeichnet, als sei es durch einen Schnitt, mit Ausnahme des Basalknotens, von dem Sproßknoten gänzlich abpräpariert. Der Kreis in der Mitte der Figur stellt die Kontur der Wand dar, zu welcher der Schnitt parallel verläuft; sie ist auch die vordere Wand des Basalknotens. Fig. 3 B zeigt einen medianen Längsschnitt desselben Basalknotens, der uns über die Tiefenverhältnisse der Zellen desselben ein genaues Bild gibt.

Der Basalknoten stellt wie erwähnt, ursprünglich eine flache, binkonkave Scheibe dar, die im Umriß eher oval als rund erscheint. Frühzeitig, meistens noch bevor die Segmente u'_2 und u'_3 des Basalknotens gebildet sind, verändert sie schon ihre Gestalt, indem der untere Teil sich nach unten und nach vorne vorzuwölben beginnt; dadurch wird der Streifen freier Oberfläche im unteren Teil des Basalknotens größer als im oberen (Fig. 3 B).

Schauen wir durch die vordere Wand des Basalknotens (Fig. 3 A) wie durch ein Fenster in denselben hinein, so sehen wir in erster Linie 3 Wände: die obere, fast horizontale, welche den Basalknoten fast in 2 Hälften teilt, ist die primäre Wand 1—1, die das erste Segment u'_1 bildet: vorne stößt sie auf die vordere Wand des Basalknotens, und etwas schräg nach hinten verlaufend, setzt sie sich an die primäre Internodialzelle i′ des Blattes an (Fig. 3 B). Die zwei seitlichen Wände, 2—2 und 3—3, verlaufen schief, sie bilden die beiden seitlichen Segmente u'_2 und u'_3. Jede dieser Wände ist schwach konkav gegen die Mitte des Basalknotens gebogen (Fig. 8 A). Der untere und hintere Teil jeder seitlichen Wand besitzt eine sehr schwache Krümmung gegen die Peripherie des Knotens; dadurch bekommt jede Wand in ihrem unteren Teile eine wenn auch nur sehr unmerklich ausgeprägte S-artige Form. Fast in der Medianebene des Knotens stoßen die Wände 2—2 und 3—3 aufeinander, aber nicht in einem Punkte an der Peripherie der vorderen Wand des Basalknotens (der Kreis in der Fig. 3 A), sondern sie schneiden sich in einer Linie b—c (Fig. 3 A, 8 A). Es entsteht dadurch ein Dreieck abc, das eine gemeinsame Wand zwischen den Zellen u'_2 und u'_3 bildet. Der Punkt a dieses Dreiecks ist der Schnittpunkt dreier Flächen, nämlich der vorderen Wand des Basalknotens, der Wand 2—2 und der unteren hervorgewölbten Wand des Basalknotens; er befindet sich auf dem Kreis der Fig. 3 A. Der Punkt b ist der Schnittpunkt dreier Wände: der Wände 2—2, 3—3 und der vorderen Wand des Basalknotens; endlich der Punkt c— der Wände 2—2, 3—3 und der unteren hervorgewölbten Wand des Basalknotens.

Neben den 3 Wänden 1—1, 2—2 und 3—3 sieht man in dem Basalknoten noch eine vierte, 4—4, die das vierte Segment u'_4 abschneidet, und zugleich den Ring der peripheren Zellen schließt. Sie verläuft folgendermaßen: hinten stößt sie an das Sproßinternodium, dann verläuft sie parallel zur Wand 1—1 und vorne trifft sie die Kante a—b des Dreiecks abc. Seitlich stößt sie an die Wände 2—2 und 3—3 der Zellen u'_2 und u'_3. Die Form dieser Wand ist eine dreieckige, wie man aus dem Querschnitt in der Fig. 8 A sehen kann. Die durch die Wand 4—4 gebildete Zelle u'_4 wird durch die Zellen u'_2 und u'_3 gewissermaßen umfaßt, sie liegt also zwischen denselben. Der Form nach kann sie mit einer dreieckigen stumpfen Pyramide verglichen werden, deren obere Fläche von der Wand 4—4 eingenommen wird, deren Basis nach außen zwischen den Zellen u'_2 und u'_3 hervorgewölbt ist, und deren Seitenwände durch je einen Streifen des Sproßinternodiums und der Wände 2—2 und 3—3 gebildet werden.

Wenden wir uns jetzt der weiteren Entwicklung der durch fortgesetzte Teilungen der Blattscheitelzelle v′ erzeugten Gliederzellen g′ zu.

Nach Bildung einer innerhalb der schon früher bestimmten Grenzen schwankenden Zahl von Gliedern stellt die Scheitelzelle ihre Teilung ein, und wächst zu einem spitzen Endglied aus (v′ Fig. 2 Taf. I). Nach Beendigung der Tätigkeit der Scheitelzelle,

bei rasch wachsenden Sprossen noch früher (Fig. 4 A), tritt in aufsteigender Reihenfolge, also basifugal, die Zerteilung jeder Gliederzelle in eine große, bikonkave Knotenzelle K und eine darunter liegende, linsenförmige, fast zum Verschwinden flache Internodialzelle ein (Fig. 4). Es ist zu bemerken, daß in den ersten Stadien

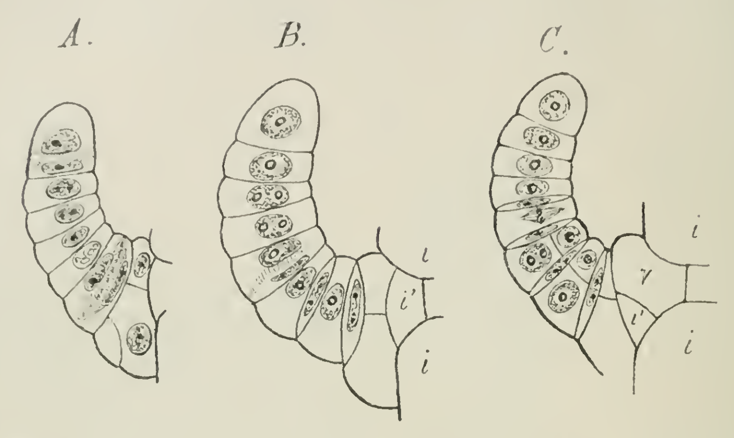


Fig. 4. Verschiedene Stadien in der Blattentwicklung. Mediane Längsschnitte. A. Die Tätigkeit der Blattscheitelzelle ist noch nicht beendigt (Mitose): die unterste, dem Basalknoten direkt aufsitzende Gliederzelle beginnt sich eben in Knotenzelle und Internodialzelle zu teilen. B. Die zwei untersten Gliederzellen haben ihre Teilung in Knotenzelle und Internodialzelle vollendet: die dritte teilt sich eben (Mitose). C. Die Blattknotenzellen fangen an Segmente anzugliedern. Vergr.: $^{270}/_{1}$.

der Entwicklung die erste, den Basalknoten und die primäre Internodialzelle liefernde Gliederzelle gegenüber den anderen bevorzugt ist; meistens treten im Basalknoten schon die ersten Teilungen ein, bevor noch die zweite Gliederzelle in Knoten und Internodium zerfällt (Fig. 4 A).

Die Internodialzellen teilen sich nicht mehr, strecken sich dagegen später stark in die Länge. Von jeder der primären Knotenzellen dagegen wird eine Anzahl von Segmenten abgegliedert (Fig. 5 A—E). Das erste Segment wird an der dem Sprosse zugekehrten Seite angelegt, dann werden rechts und links neue Segmente gebildet, bis der Ring vollständig geschlossen ist. Die Zahl der so gebildeten Segmente ist oft an einem und demselben Blatte eine wechselnde, meistens zwischen 5 und 7 (Fig. 5 E und G). Gewöhnlich nimmt die Zahl der Segmente von der Basis des Blattes gegen die Spitze hin ab. Der in der Fig. 5 F dargestellte Knoten ist der oberste, der in Fig. 5 G der nächst fünfte. Die Bildung der Segmente tritt gleich nach Bildung der Knotenzelle auf, und braucht nicht auf die Bildung sämtlicher Knotenzellen des Blattes zu warten: dementsprechend ist auch ihre Reihenfolge, in der Bildung der primären Segmente in erster Linie, eine aufsteigende. An intensiv wachsenden Sprossen jedoch folgt die Bildung der

Segmente so rasch auf einander, daß meistens die primären fast gleichzeitig gebildet werden; in seltenen günstigen Fällen kann man dagegen die aufsteigende Reihenfolge einschlagen sehen (Fig. 4 C). Die letztgebildeten Segmente können für den Nachweis einer aufsteigenden Richtung nicht dienen, da infolge der wechselnden Zahl der Segmente der aufeinanderfolgenden Knoten desselben Blattes der Ring der peripheren Zellen an dem obersten Knoten früher als am unteren geschlossen werden kann.

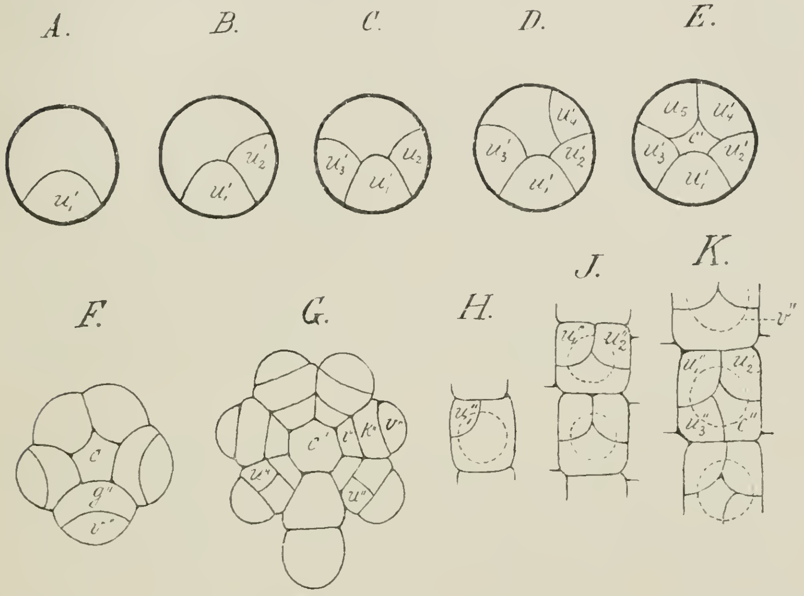


Fig. 5. Entwicklung eines Blattknotens.

A.—E. Bildung der ersten Segmente (im Querschnitt). u' Segmentzellen, c' Restzelle. F. Teilung der Segmentzelle u' in Gliederzelle g'', c Scheitelzelle v'' des Blättchens zweiter Ordnung. G. Die Gliederzelle g'' zerfällt in Internodialzelle i'' und Basilarknoten k'' des Blättchens zweiter Ordnung. H. I. K. Entwicklung der Blattberindung aus der Zelle k''; u'' die Segmente; c'' die Restzelle. Vergr.: $^{270}/_{1}$.

Die weitere Entwicklung der Segmentzellen, die als Urzellen u' der Blätter 2. Ordnung aufzufassen sind (die primären Blätter sind Blätter 1. Ordnung), stimmt in ihren ersten Stadien mit derjenigen der Urzellen u der primären Blätter überein. An sterilen Blättern ist der Vorgang in allen Segmenten derselbe: es tritt eine zur Oberfläche des Blattes parallele Wand auf, die die Segmentzelle in eine kleine runde Scheitelzelle v'' und eine große, im Umriß 4-eckige Gliederzelle g'' teilt (Fig. 5 F, Fig. 2 Taf. I). Die Scheitelzelle teilt sich nicht mehr, sie wächst zu einem Endglied aus, das auf der inneren Seite des Blattes eine beträchtliche Länge erreichen kann, während es hinten meistens als kleines rundes Höckerchen auftritt. Bei allen Blattknoten, mit Ausnahme des jüngsten und des ältesten, teilt sich die Gliederzelle g'' wieder

parallel der ersten Teilungswand in eine äußere Knotenzelle K″, den Basilarknoten des Blättchens 2. Ordnung (Urzelle der Blattberindung), und eine innere Internodialzelle i″ (Fig. 5 G. Fig. 2, Taf. I).

$$u' = v'' + g''$$
$$g'' = k'' + i''.$$

Die Internodialzelle i″ erfährt keine weiteren Teilungen mehr, der Basilarknoten teilt sich aber weiter, ähnlich einem gewöhnlichen Blattknoten, durch Bildung peripherer Segmente (Fig. 5 H, I, K). Meistens wird zuerst links oben eine Zelle u''_1 abgegliedert (Fig. 5 H), obwohl die Abweichungen von dieser Regel nicht selten sind (Fig. 5 K). Dann wird anschließend an u''_1 rechts eine Zelle u''_2 abgetrennt, wonach die Abgliederung von u''_3 links unten folgt. Nach A. Braun[1]) wird bei den berindeten Charen der Ring durch eine 4. periphere Zelle geschlossen, bei *Ch. fragilis* sollen sich aber die 4 Rindenzellen in der Mitte vereinigen „so daß die Zentralzelle zu fehlen scheint“. Er fährt weiter: „unterhalb der Vereinigungsstellle sieht man jedoch eine kleine Zelle durchschimmern, welche nichts anderes sein kann, als die Zentralzelle, welche durch Schiefheit der Teilungsrichtung von den 4 peripheren Zellen überwölbt wird.“ Ihre Form soll „kreisrund, scheibenförmig und von geringerem Umfang, als die darüber liegende Ansatzfläche des Blättchens“ sein.

Nach Analogie mit anderen berindeten Charen, die nach A. Braun 4 periphere und eine ganz deutliche Zentralzelle in dem Basilarknoten aufweisen, müßte auch bei *Ch. fragilis* und *delicatula* eine Zentralzelle vorhanden sein, d. h. es müßte außer den 3 vorhandenen noch eine 4., den Ring der peripheren Zellen schließende Zelle gebildet werden. Ich habe eine große Anzahl von Quer-, Tangential- und Längsschnittserien untersucht, konnte aber nie eine 4. Segmentzelle finden. Daß eine solche fehlt, scheint mir aus folgendem hervorzugehen: Wäre der Ring geschlossen, so müßte ich 5 Kerne in den Serien finden (entsprechend den 5 Zellen), es waren aber mit seltenen Ausnahmen (davon später) immer 4 Kerne vorhanden. Man könnte mir einwenden, daß die 4. Segmentzelle noch nicht gebildet worden sei. Nach der Beschaffenheit der Kerne aber war es leicht festzustellen, daß sie nicht mehr mitotisch teilungsfähig waren (siehe S. 25).

Gestützt auf diese Tatsachen muß ich zu der Annahme kommen, daß bei *Ch. fragilis* und *delicatula* in der Regel drei der Berindungsröhren die ausgewachsenen und langgestreckten peripheren Segmente des Basilarknotens sind, während das vierte Berindungsrohr aus der langgestreckten Restzelle gebildet wird. Die Bestätigung dieser Annahme finden wir auch in der Fig 6 A, wo nur 2 der peripheren Segmente gebildet wurden, die zu oberen Rindenröhrchen ausgewachsen sind, die Restzelle bildet einen einzigen Schlauch nach unten. Es kann sein, daß A. Braun die unter dem Basilarknoten

---

[1]) Braun, A. Über die Richtungsverhältnisse der Saftströme. (l. c. S. 261 und 275.)

durchschimmernde primäre Internodialzelle des Blättchens 2. Ordnung für eine Zentralzelle des Basalknotens hielt.

Beim Auswachsen und Strecken der Blattinternodien wachsen und strecken sich die Berindungszellen ebenfalls; sie sind gewöhnlich einzellige Schläuche, dicht an die Internodien angeschmiegt. Im allgemeinen stoßen die entsprechenden Rindenröhrchen in der

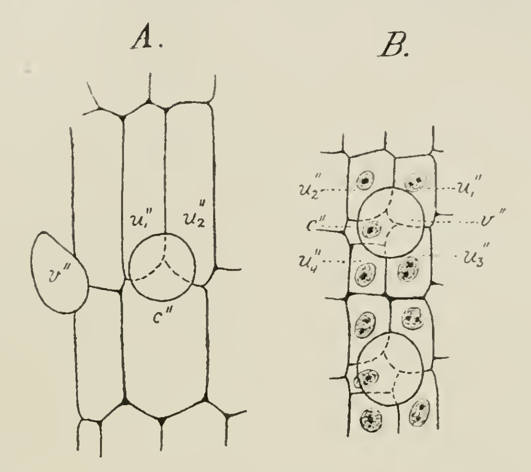


Fig. 6. Abweichungen in der Entwicklung der Blattberindung.

A. Ein Basilarknoten lieferte nur zwei obere Segmentzellen u_1'' und u_2'', die zu oberen Rindenschläuchen auswachsen; die Restzelle c'' bildet einen einzigen Schlauch nach unten. B. In jedem Basilarknoten sind vier Segmente gebildet u_1'' u_4'': die Restzelle c'' grenzt seitlich an den benachbarten Rindenschlauch. Vergr.: $^{160}/_1$.

Mitte des Internodiums aufeinander, da die Blätter keine Spiralenordnung der Knoten und nur selten die Drehung der Internodien aufweisen. Es treten aber oft Abweichungen von dieser Regel auf, da die Zahl der oberen Rindenröhrchen am Internodium meistens kleiner ist, als die der unteren (infolge der nicht selten auftretenden ungleichen Zahl der Urblattzellen 2. Ordnung u' der Blattknoten).

Bei normalen Sprossen wird jedes Blattinternodium, mit Ausnahme des ersten und zweiten, durch auf- und absteigende, in der Mitte des Internodiums sich treffende, Schläuche berindet. Das erste Internodium weist gar keine Berindung auf, da es ganz im Sproßknoten verborgen bleibt (i_1'). Das zweite wird nur von den absteigenden Schläuchen berindet (sie nehmen ihren Ursprung aus dem zweiten Blattknoten), da der erste Blattknoten, der Basalknoten, keine Blattberindung liefert.

Die Streckung der Blätter tritt, wie es A. Braun[1]) betont, in basipetaler Richtung, am Endglied beginnend, auf. In der Fig. 2 auf der Tafel I sieht man diese Erscheinung sehr schön an den verschiedenen Altersstadien der Antheridien; die unteren treten noch

[1]) Braun, A. Über die Richtungsverhältnisse der Saftströme. (l. c. S. 243.)

als Höcker auf, während die oberen ein schon ziemlich fortgeschrittenes Stadium aufweisen.

Ihrer Entstehung nach muß man die Berindungsschläuche der Blätter als metamorphosierte Blättchen auffassen; es besteht somit ein Blatt 2. Ordnung aus einem nicht gestreckten Internodium, dem darauf folgenden Blattknoten (Basilarknoten) und einem Endglied. Der einzige Blattknoten liefert 4 einzellige Blättchen 3. Ordnung, die zu Berindungsschläuchen metamorphosiert sind.

Bisweilen treten Abweichungen von der Regel in der Entwicklung der Blattberindung auf. So kann z. B. eine 4. Segmentzelle in dem Basilarknoten gebildet werden, deren Teilungswand aber so verläuft, daß der Ring durch dieselbe dennoch nicht geschlossen wird (Fig. 6 B). Manchmal treten, wie schon erwähnt worden ist, nur 2 obere Segmente in dem Basilarknoten auf, die zu oberen Berindungsschläuchen auswachsen; die ganze Restzelle bildet einen einzigen nach unten wachsenden Berindungsschlauch (Fig. 6 A). Eine sehr häufig vorkommende Abweichung in der Berindung treffen wir an den jüngsten, an das nackte Endglied grenzenden Blattknoten. Wie erwähnt (S. 44), weicht schon diese Zelle in ihren ersten Teilungen von denen der übrigen Blattknoten ab. Die Scheitelzelle v″ des obersten Blättchens 2. Ordnung wird fast immer so von der Urzelle u′ abgegliedert, daß die Wand oben an das nackte Endglied stößt (Fig. 2 Taf. I). Hierdurch wird es dem Basilarknoten unmöglich, Berindungszellen nach oben zu bilden.

Die Gliederzelle g″ wird direkt, wie bei den Nitellen, zu einer Knotenzelle (Basilarknoten)

$$g'' = k''.$$

Von dem Basilarknoten k″ wird seitlich eine Zelle abgegliedert; die Teilungswand verläuft so, daß der Knoten fast in zwei Hälften getrennt wird; die Segmentzelle wächst zum ersten Berindungsschlauch, die Restzelle zum zweiten aus. Von der Restzelle wird oft eine Scheitelzelle abgegliedert, die einen der beiden Berindungsschläuche bildet. Bei der Bildung dieser Scheitelzelle verläuft die Teilungswand so, daß sie oben an die hintere Wand der Zelle v″, unten an das oberste Blattinternodium stößt. (Fig. 2 Taf. I.)

2. Sproßberindung und Stipularblätter.

a) Entwicklung der Zellen u_1' und u_4' des Basalknotens eines primären Blattes.

Die Zelle u_1' streckt sich entsprechend dem anliegenden Sproßinternodium. Es tritt hierauf eine fast horizontale Teilungswand auf (Fig. 7 A und Fig. 7 F), die die Zelle u_1' in eine Scheitelzelle v″ und eine Gliederzelle g″ zerlegt. Die Teilungswand verläuft so, daß der Gliederzelle vorne in der Achsel zwischen dem Blatte und seinem Basalknoten eine schmale Zone freier Oberfläche bleibt (Fig. 7 F). Die Zelle v″ ist die Scheitelzelle des nach oben wachsenden Berindungslappens, die Gliederzelle g″ wird direkt zu einer Knotenzelle, welche sich ganz ähnlich der Zelle u_1' des Basalknotens der

Blätter von Nitellen, *Lamprothamnus alopecuroides* und *Chara stelligera* verhält. Es tritt nämlich zuerst eine Halbierungswand auf (Fig. 7 C),

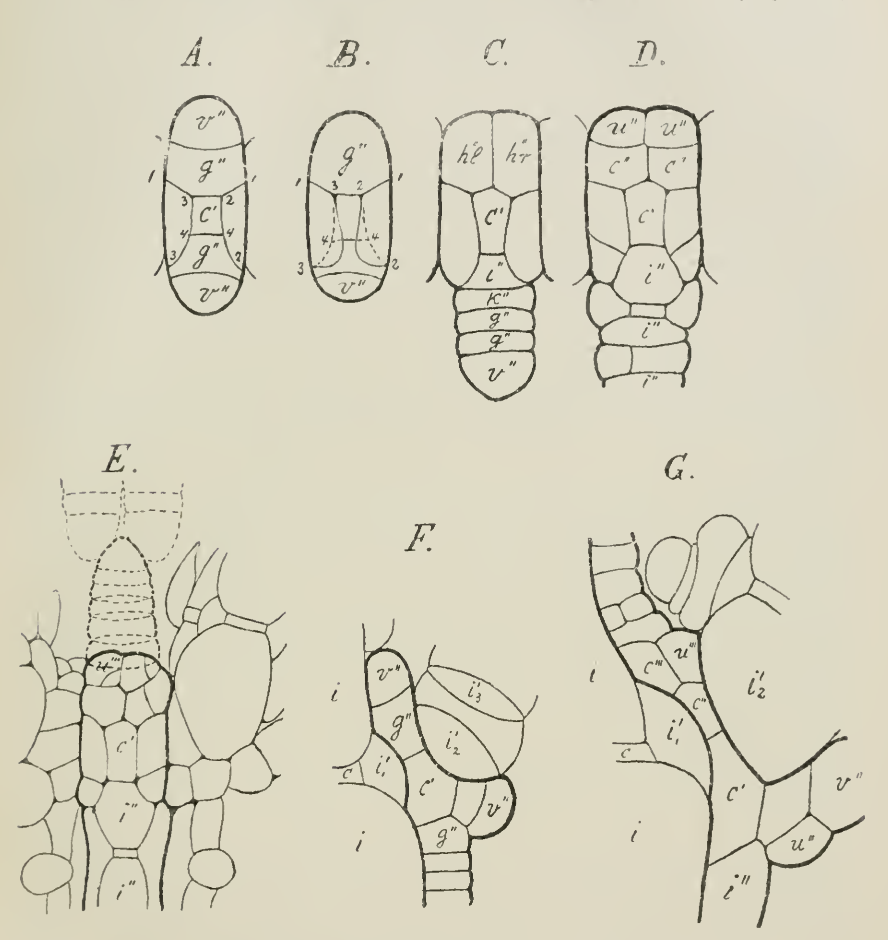


Fig. 7. Ältere Entwicklungsstadien eines Blattbasalknotens.

A. und B. zwei aufeinanderfolgende Tangentialschnitte durch denselben Basalknoten; Bildung der Zellen v'', Scheitelzellen der Stengelberindung. C. Teilung der Gliederzelle g'' in zwei Hälften h''l und h''r. D. Abgliederung der Segmente u'' von h''l und h''r. E. Die Zellen u'' erfahren weitere Teilungen. A.—E. Tangentialschnitte. F. und G. Längsschnitte durch zwei Basalknoten auf verschiedenen Stadien der Entwicklung. v'' Scheitelzellen der Berindung und des oberen Stipularblattes; g'' Gliederzellen nach Bildung der Zellen v''; u''' eine von u'' abgegliederte Zelle; c''' Restzelle nach Abgliederung von u'''; i_1'' das erste Blattinternodium, i_2' i_3' die folgenden; i Internodialzellen des Sprosses; c eine der beiden Zentralzellen des Sproßknotens; c' Zentralzelle des Basalknotens; c'' Restzellen nach Bildung der Segmente u''.
Vergr.: Fig. A.—D. $^{190}/_1$; Fig. E.—F. $^{280}/_1$.

welche die Zellen h''l und h''r von einander scheidet. Ähnlich wie in einem Sproßknoten werden dann von diesen Halbierungszellen

periphere Segmente abgegliedert (u″ — Fig. 7 D) in der Regel nur zwei obere, da meist nur oben eine ziemlich große freie Zone vorhanden ist. Die seitlich vorhandene freie Oberfläche eines jeden Basalknotens ist außerordentlich schmal und kann daher keine Rolle bei der Entwicklung spielen. Unter Umständen, wenn nach Bildung der 2 ersten Segmente u″ noch ziemlich viel freie Oberfläche den Zellen h″l und h″r übrig bleibt, kann noch ein weiteres Segment rechts oder links von den schon vorhandenen gebildet werden (Fig. 7 E). Mehr als 3 Segmente habe ich nie gesehen, und diese Zahl kommt so selten vor, daß man sie wohl als Ausnahme annehmen darf.

In den beiden Zellen u″ erfolgen ferner weitere Teilungen, die diese Zellen in eine kleinere oder größere Anzahl von Zellen höherer Ordnung u‴ zerlegen (Fig. 7 E u. G); dieselben verharren in einem Ruhestadium und können unter besonderen Umständen zu Rhizoiden, Zweigvorkeimen oder nacktfüßigen Zweigen auswachsen.

Diese Entwicklung der Zelle u_1' gilt für die Basalknoten aller primären Blätter mit Ausnahme des Blattes I, dessen Entwicklung wir später, zusammen mit derjenigen des Achselsprosses, betrachten wollen.

Betrachten wir jetzt die Entwicklung der Zelle u_4'' des Blattbasalknotens. Diese wölbt sich zunächst nach unten vor und es wird von ihr die Scheitelzelle v″ des nach unten wachsenden Berindungslappens abgegliedert (Fig. 7 A u. B) Die Restzelle g″ teilt sich weiter in eine Knoten- und Internodialzelle (die Knotenzelle ist der Scheitelzelle v″ zugekehrt), ähnlich einer gewöhnlichen Blattgliederzelle. Sie weicht in dieser Hinsicht von der ihr homologen, bei der Teilung der Zelle u_1' entstandenen g″ Zelle, sehr stark ab.

Die Scheitelzellen v″ des oberen und unteren Berindungslappens entwickeln sich ganz ähnlich; wir wollen also ihre Entwicklung gemeinsam verfolgen.

Hand in Hand mit den sich streckenden Sproßinternodien, ebenso rasch wie dieselben wachsend, und dicht an sie angeschmiegt, entsteht ein Rindenlappen aus der Zelle v″, indem dieselbe immer fortwachsend neue Zellen abgliedert. Die Teilungsfähigkeit der Scheitelzelle ist eine begrenzte, ähnlich wie an einem Blatte. Die nach oben wachsenden Lappen stoßen mit den nach unten wachsenden des nächst jüngeren Knotens ungefähr in der Mitte des Sproßinternodiums zusammen. Es ist leicht einzusehen, warum die oberen und unteren Lappen von Anfang an mit ihren Scheitelzellen sich gegenseitig berühren: Es stehen eben schon vor dem Beginn der Streckung des Internodiums die benachbarten Sproßknoten mit ihren Außenflächen im Kontakt. — Da jeder Sproßknoten gegenüber dem nächstunteren um eine Blatthälfte nach rechts gedreht ist (der Winkel zwischen den Halbierungswänden zweier aufeinander folgender Sproßknoten beträgt eine halbe Blattbreite), so stoßen die oberen und unteren Lappen nicht direkt wie die Blattberindungsschläuche aufeinander, sondern sie greifen vielmehr „prosenchymatisch“ ineinander (Fig. 7 E). Durch oft auftretendes ungleiches Wachstum der Lappen greifen die einen tiefer als die andern ineinander, was die nicht

selten vorkommende ungleiche Länge der Rindenröhrchen zur Folge hat. Die Zahl der Gliederzellen, mit der die Scheitelzelle v'' ihre Teilungen abschließt, ist bei *Ch. delicatula* meistens 7—8; nur selten tritt die Zahl 6 auf; *Ch. fragilis* besitzt auch 7—8 Glieder. Wie wir sehen, unterscheiden sich die Berindungslappen von den Blättern erster Ordnung in dieser Hinsicht nur wenig.

Die einzelnen Glieder des Berindungslappens, der auf dem Querschnitt halbkreisförmig ist, teilen sich, vom zuerst angelegten Glied nach dem noch in Teilung begriffenen Scheitel zu fortschreitend, sehr rasch. Jedes Glied wird in eine sehr flache, halblinsenförmige Internodialzelle und eine hohe bikonkave Knotenzelle geteilt. Die Knotenzelle jedes Gliedes ist dem Scheitel des Lappens zugekehrt (Fig. 7 E).

Jede der Knotenzellen verhält sich entsprechend den gewöhnlichen Blattknoten, d. h. es werden periphere Segmente ohne vorheriges Auftreten einer Halbierungswand abgegliedert. In der Fig. 8c sieht man auf einem Querschnitt durch ein Sproßinternodium die aufeinander folgenden Stadien der Segmentbildung. Infolge der einseitigen dichten Anschmiegung an das Stengelinternodium wird der Kreis der Segmentzellen nicht vollständig geschlossen, sodaß die Restzelle dem Stengelinternodium unmittelbar anliegt. Es werden stets drei periphere Zellen gebildet. Zuerst wird jenes Segment u_1'' abgegliedert, das dem Sproßinternodium gegenüber liegt und mit demselben nicht in Berührung kommt. Dann werden die seitlichen Segmente u_2'' und u_3'' gebildet, die einerseits an das Sproßinternodium, andererseits an das erstgebildete Segment u_1'' stoßen. Die Reihenfolge der Abgliederung der peripheren Segmente u_2'' und u_3'' ist regellos, indem bald das rechte, bald das linke zuerst gebildet wird. Auf dem in Fig. 8c dargestellten Querschnitt ist in dem mittleren Knoten das rechte zuerst gebildet worden, in dem rechten wird offenbar gerade das linke Segment (Mitose) gebildet.

Die hier geschilderte Reihenfolge der Bildung der Segmente ist ausnahmslos Regel sowohl für *Ch. delicatula* als auch *fragilis*. Wir heben das besonders hervor, weil Migula[1]) über die Teilungen des Berindungsknotens unrichtige Angaben macht. Er schreibt nämlich: „aber noch ehe ein Unterschied in der Längenausdehnung zwischen Knoten- und Internodialzelle bemerkbar ist, teilt sich erstere durch zwei radiale Wände in drei neben einander liegende Zellen, von denen die beiden seitlichen bei der nun folgenden Streckung des Stengelinternodiums mitgestreckt werden und sich zwischen ursprüngliche Internodialzelle des Rindenlappens einschieben.“ Und weiter auf Seite 24: „Eine besondere Beachtung verdient noch die kleine Zelle des Rindenknotens, welche übrig bleibt, nachdem auf beiden Seiten die Nebenreihen abgegliedert sind. Sie teilt sich durch eine der Stengeloberfläche parallele Wand in eine kleine untere, von den Internodialzellen bei dem ferneren Wachstum oft bis zum Verschwinden zusammengepreßte Zelle, und eine obere, die bei

[1]) W. Migula, l. c. S. 21 u. 24.

einer ganzen Reihe von Formen noch eine besondere Entwicklung erhält. In einfachstem Falle bleibt sie allerdings als wenig hervortretender, rektangulärer oder rundlicher Zellhöcker auf das Niveau des Stengels beschränkt *(C. fragilis).*"

Aus diesen Worten geht hervor, daß nach Migula zuerst die seitlichen Zellen eines Berindungsknotens und erst später die mittlere Zelle gebildet wird; wie wir gesehen haben, tritt aber stets der umgekehrte Fall ein. Meine Untersuchung betrifft allerdings nur *Ch. fragilis* und *delicatula*, es ist aber nicht wohl denkbar, daß bei anderen Chara-Arten eine andere Reihenfolge als bei *Ch. fragilis* vorkommen soll, um so mehr, als die verschiedenen Formen der Berindung, die wir bei Charen finden, erst nachträglich beim Wachstum und bei der verschiedenartigen Ausbildung der drei primären Zellen des Knotens auftreten. Nur *Ch. barbata* und *Ch. imperfecta* weichen von der allgemeinen Regel ab, indem bei ersterer keine Nebenreihen vorkommen, und die Knotenzelle sich direkt zu einem Stachel ausbildet, bei der zweiten aber sogar die Knotenzellen fehlen sollen, indem die primären Gliederzellen keine weitere Teilungen erfahren (A. Braun)[1].

Beim Wachstum des Sproßinternodiums wachsen auch die Internodialzellen der Berindungslappen zu langen Röhren aus, zugleich folgen diesem Wachstum die beiden Zellen u_2'' und u_3'' jedes Berindungsknotens, auch lange Röhren bildend. Da zwei aufeinander folgende Knoten eines Rindenblattes noch vor dem Strecken des Rindeninternodiums sich mit ihren Rändern berühren, so stoßen die sich streckenden Zellen u_2'' und u_3'' von zwei unmittelbar aufeinander folgenden Knoten ungefähr in der Mitte des zwischen diesen Knoten liegenden Internodiums zusammen. (Fig. 3 Taf. 1.)

Jedes Rindenblatt besteht so aus drei parallelen Zellreihen; die Mittelreihe besitzt abwechselnd lange und kurze Zellen, die Nebenreihen bestehen nur aus langgestreckten Zellen. Die Zelle u_1'' bleibt bei *Ch. delicatula* und *fragilis* meistens nur als mehr oder weniger hervorragender Höcker vorhanden; bei *Ch. delicatula* ist die Hervorragung im allgemeinen deutlicher als bei *Ch. fragilis.*

Nehmen wir an, daß die Zahl der Blätter an einem Quirl gleich n ist, so wird die Zahl der absteigenden Lappen auch gleich n sein, während die der aufsteigenden n—1 ist, da das Blatt I keinen aufsteigenden Rindenlappen bildet. Dementsprechend ist die Zahl der absteigenden Zellreihen gleich 3n, der aufsteigenden 3n—3. Es entsteht aber dadurch keine Lücke in der Berindung, wie dies bei der Berindung der fertilen Blätter der Fall ist, da die von dem Blatt II und Blatt III eines Sproßknotens ausgehenden Rindenlappen sich aneinander schließen. Es kommt vor, bei *Ch. fragilis* und *delicatula* zwar selten, daß die letzt gebildeten Glieder der Lappen sich nicht in Knoten- und Internodialzellen teilen. Lücken zwischen den Hauptreihen werden in diesem Falle, wie auch Migula[2]) bemerkt,

---

[1]) Braun, A. Über die Richtungsverhältnisse der Saftströme. (l. c. S. 257.)

[2]) W. Migula l. c. S. 24.

dadurch vermieden, daß die Zellen der Nebenreihen vorhergehender Knoten sich stärker strecken.

Bei *Ch. fragilis* sind die Nebenreihen ungefähr gleich den Mittelreihen entwickelt, die Berindung ist daher viel regelmäßiger, als bei *Ch. delicatula*, wo die Mittelreihen die Nebenreihen an Stärke der Ausbildung übertreffen.

A. Braun sagt, daß die Lappen nur in ihrer ersten Ausbildung, bis zur Bildung der primären Knotenzelle, den Blättern gleichen, von da an aber eine wesentlich andere Ausbildung zeigen. Aus dem im vorstehenden geschilderten Entwicklungsgang geht aber wohl hervor, daß die aus den Zellen v_1'' und v_4'' des Basalknotens entstehenden Berindungslappen in ihrer Entwicklung vollständig mit den Blättern übereinstimmen. Wie am Blatte erzeugt die Scheitelzelle eine Reihe von Gliederzellen, die nachträglich in eine Knoten- und Internodialzelle zerfallen; nach Beendigung ihrer Tätigkeit wächst die Scheitelzelle zu einem Endglied aus. Ebenso wie bei den Blättern werden einige der letztgebildeten Glieder nicht in Knoten- und Internodialzelle geteilt. — Auch die Entwicklung eines jeden Berindungsknotens stimmt mit der eines Blattknotens überein. Das charakteristische für den Blattknoten ist die Bildung von peripheren Segmenten ohne vorheriges Auftreten einer Halbierungswand. Der Kranz der peripheren Zellen braucht nicht geschlossen zu sein, wie es z. B. bei *Ch. stelligera* und den meisten Nitellen der Fall ist. Bei der Entwicklung eines Berindungsknotens haben wir nun dieselbe Segmentierung gefunden; der Ring der peripheren Zellen ist nicht geschlossen, da ein Teil des Lappens dem Sproßinternodium dicht angeschmiegt ist; die Bildung einer vierten Zelle wäre daher überflüssig.

Die dem Basalknoten entspringenden Berindungslappen sind als Blättchen 2. Ordnung aufzufassen, homolog denjenigen an anderen Blattknoten. Die aus den Berindungsknoten entspringenden Gebilde, das mittlere Höckerchen und die beiden Nebenröhrchen, sind Blätter 3. Ordnung, homolog den Berindungsschläuchen der Blätter 1. Ordnung.

b) Entwicklung der Zellen u_2' und u_3' des Basalknotens.

Die Stipularblätter entstehen, wie erwähnt wurde, aus den Zellen u_2' und u_3' des Blattbasalknotens. Die Entwicklung dieser Zellen geht sehr frühzeitig vor sich. Bevor noch die Zelle u_4' des Basalknotens gebildet wird, beginnen die Zellen u_2' und u_3' sich hervorzuwölben, selbstverständlich in jener Richtung, wo ihnen freier Raum zur Verfügung steht. Aus den Figuren 7 F und 8 A kann man eine Vorstellung über diese Richtung gewinnen. In Fig. 7 F, die einen Längsschnitt durch einen ziemlich alten Basalknoten darstellt, bildet die Richtung der Hervorwölbung gegenüber der horizontalen beinahe einen Winkel von 45°. In Fig. 8 A, einem Querschnitt durch den unteren Teil eines drittjüngsten Sproßknotens, sieht man, daß die Hervorwölbung der Zellen u_2' und u_3' mit der Medianebene des Basalknotens einen Winkel von wieder ungefähr 45° bildet.

Die Hervorwölbung und weitere Entwicklung findet frühzeitig, aber nicht an allen Basalknoten desselben Sproßknotens zugleich, statt. An einem Basalknoten kann z. B. die Hervorwölbung schon beginnen, während in einem anderen desselben Sproßknotens die Zelle u_3' noch nicht gebildet ist (Fig. 8A). — Die Hervorwölbung hat zur Folge, daß das Dreieck abc (Fig. 3), das bei seiner Entstehung (bei Bildung der Zelle u_3') eine zur Medianebene des Basalknotens schiefe Richtung besitzt (Fig. 8A [2]), rasch eine Medianstellung einnimmt (Fig. 8A [1]).

Nachdem die Zellen u_2' und u_3' stark nach außen gewölbt sind und als Papillen unter dem Blatte hervorragen (Fig. 7F), wird von jeder dieser Zellen durch eine perikline, in Beziehung auf das Blatt fast tangentiale, Wand eine Scheitelzelle v'' abgegliedert (Fig. 8B). Es tritt also, wie bei einem gewöhnlichen Blatte, die Teilung der Urzelle nach dem Gesetze ein:

$$u' = v'' + g''$$

Die perikline Wand verläuft so, daß die Restzelle g'' eine kleinere oder größere Zone freier Oberfläche bekommt.

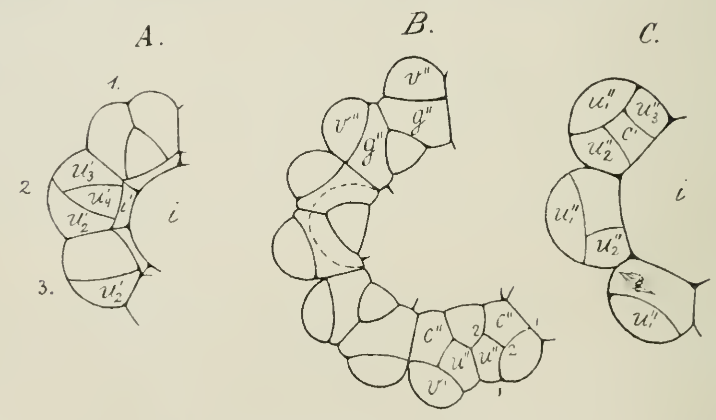


Fig. 8. A. und B. Erste Entwicklungsstadien der Stipularblätter. Querschnitte durch den unteren Teil des Basalknotens zweier junger Sprosse von *Ch. delicatula* (etwas unter der Wand 4—4 [siehe Fig. 3A] und parallel zu derselben).

A. Bildung der seitlichen Segmentzellen u_2' und u_3' des Basalknotens. B. Teilung jeder Urstipularzelle u_2' und u_3' in eine Scheitelzelle v'' des oberen Stipularblattes und eine Gliederzelle g''; Zerfall der Gliederzelle g'' in eine Segmentzelle u'' (Scheitelzelle des unteren Stipularblattes) und eine Restzelle c''. C. Teil eines Querschnittes durch ein junges Sproßinternodium. Entwicklung der Berindungsknoten. Im Knoten rechts ist das vordere Segment u_1'' gebildet; die Restzelle bereitet sich eben zur weiteren Segmentierung vor. Im mittleren Knoten ist das vordere Segment u_1'' und eines der seitlichen gebildet; im Knoten links sind bereits alle drei Segmente gebildet. Vergr. der Fig. 8 $^{270}/_{1}$.

Aus der Scheitelzelle v'' geht das obere Stipularblatt hervor, das gewöhnlich einzellig ist. Je nachdem die stets vorhandene, dem Dreieck abc anliegende freie Zone sich mehr oder weniger rings herum erstreckt, wird von der Restzelle eine kleinere oder größere Anzahl Zellen abgegliedert; mindestens wird in jeder

Gliederzelle g'' eine Zelle gebildet, die dem Dreieck abc mit einer Seite anliegt. Die Wand 2—2 (Fig. 8 B), durch welche diese Zelle aus der Gliederzelle ausgeschnitten wird, verläuft fast senkrecht zu der Wand 1—1 des oberen Stipularblattes, aber etwas schief zur Medianebene des Basalknotens. In ihrem oberen Teil nähert sie sich mehr dem Dreieck abc, als in ihrem unteren. Die gebildete Zelle wird zu dem unteren Stipularblatt. Die beiden unteren Stipularblätter eines jeden Basalknotens besitzen eine gemeinsame, durch das Dreieck abc gebildete Wand. Sie wachsen bei *Ch. fragilis* und *delicatula* in der Regel nur wenig aus; ihre freie Oberfläche wölbt sich ziemlich stark, und sie werden meistenteils zu runden oder ovalen Papillen (Fig. 9).

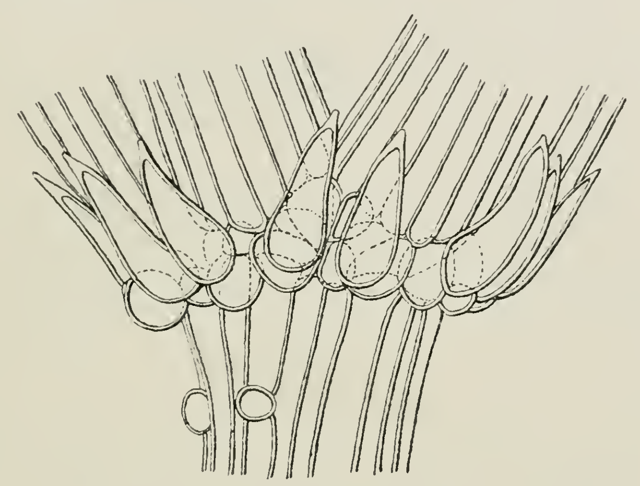


Fig. 9. Verschiedene Formen der Ausbildung der Stipularzellen von *Ch. delicatula f. bulb.*

Die oberen Stipularblätter stets einzellig, langgestreckt; aus der Restzelle ist eine kleinere oder größere Anzahl von Segmenten abgeschnitten. Vergr. $^{80}/_{1}$.

Sie wölben sich in der Regel, entsprechend der freien Oberfläche, nach unten und nach der einen Seite, infolgedessen werden die oberen Stipularblätter etwas auseinandergeschoben und mehr gegen das Blatt gedrückt.

In der Fig. 9, die einen Sproßknoten von *Ch. delicatula* in Ansicht darstellt, sieht man verschiedene Variationen in der Ausbildung der unteren Stipularblätter einerseits, im Auftreten weiterer peripherer Zellen andererseits.

Wir finden hier bei der Entwicklung einer jeden Urstipularzelle ein ganz ähnliches Verhalten, wie bei *Lamprothamnus alop.* Auch dort wird von der Urstipularzelle eine Scheitelzelle abgegliedert, die zu einem einzigen Stipularblatt auswächst; rechts und links von der Scheitelzelle werden von der Restzelle Segmente abgegliedert, die gelegentlich auch zu Stipularblättern sich differenzieren können.

Wenn wir uns die Frage stellen, als was für Gebilde die Stipulae morphologisch aufzufassen sind, so gelangen wir zweifellos zu der Annahme, daß es typische Blätter sind. Sie entstehen aus Segmentzellen eines Blattknotens, ähnlich den Berindungslappen. Jede Segmentzelle u'_2 und u'_3 des Blattbasalknotens teilt sich in eine Scheitel- und eine Gliederzelle, ein ganz ähnlicher Vorgang, wie er sich bei der Entwicklung der Blätter, Blättchen 2. Ordnung und den Berindungslappen abspielt.

Die Scheitelzelle wächst zu dem oberen Stipularblatt — dem Blättchen 2. Ordn. aus; dasselbe haben wir bei den Blättchen 2. Ordn. an den übrigen Blattknoten gefunden; in letzterem Falle wird die primäre Gliederzelle in Internodium und Basilarknoten geteilt, von welch letzterem die Blättchen 3. Ordnung, die Blattberindungsschläuche, ihren Ursprung nehmen. Bei der Entwicklung der Stipularblätter unterbleibt die Teilung der primären Gliederzelle; sie wird direkt zu einem Basilarknoten, ähnlich wie bei den Nitellen und dem letzten Knoten eines primären Blattes bei *Ch. fragilis* und *delicatula.*

Aus diesem Basilarknoten werden periphere Zellen, die Scheitelzellen der Blättchen 3. Ordnung, ausgeschnitten. Wie wir sehen, sind also oberes und unteres Stipularblatt nicht gleichwertig, denn das erste ist ein Blatt 2., das zweite ein solches 3. Ordnung; das erste entspricht der Mittelreihe der Sproßberindung und den Blättchen 2. Ordnung an den primären Blättern — das zweite den Nebenreihen und den Berindungsröhrchen der primären Blätter.

Ferner begründen einige weitere Tatsachen die hier vertretene Auffassung. Es begnügen sich nämlich manchmal die Urstipularzellen nicht mit der Bildung einer Scheitel- und Gliederzelle, sondern die Scheitelzelle fährt fort sich weiter zu gliedern, ähnlich wie an einem gewöhnlichen Blatte. In den Figuren 3, 4, 5 und 6 auf Taf. I sind verschiedene Formen von Stipularblättern dargestellt, ausgehend von ganz normalen, einzelligen, bis zu solchen, die in einen Blattknoten, ein gestrecktes oder nicht gestrecktes Internodium, eine Knotenzelle mit Anlagen von Blättchen und eine Endgliederzelle gegliedert sind. Bisweilen kommt es auch vor, daß die Blattknoten solcher Stipularblätter auch Berindung entwickeln (Fig. 5 Taf. I).

In der Fig. 5 Taf. I sieht man, daß die Knotenzelle aus 4 peripheren Zellen und einer zentralen Zelle besteht: es ist ein typischer Blattknoten. Das zwischen der primären Gliederzelle und der Knotenzelle liegende Internodium ist sehr flach und hat sich nicht gestreckt, deshalb scheint es, als ob die Knotenzelle dem Basalknoten direkt anliegen würde; daneben sieht man aber in derselben Fig. 5 ein anderes Stipularblatt, dessen Internodium gestreckt ist.

Die Berindung dieser Stipularblättchen ist sehr merkwürdig. Wenn man das Habitusbild eines berindeten Stipularblättchens in Fig. 6 Taf. I betrachtet, so sucht man vergebens nach einem Knoten, und man könnte glauben, daß das Blatt nur aus berindeten

Internodien bestehe; die Erklärung geben Längsschnitte durch ein solches Stipularblatt (Fig. 10). Die Fig. 10 A stellt einen fast medianen Schnitt, die Fig. 10 B einen mehr oberflächlichen durch dasselbe Stipularblatt dar.

Die inneren kleineren Zellen i″ können nichts anderes als ungestreckt gebliebene Internodialzellen sein, von denen allerdings die

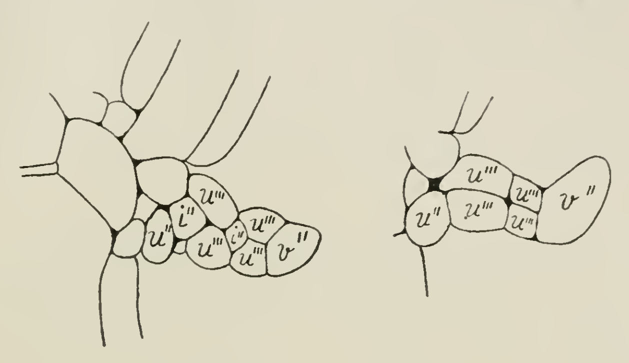


Fig. 10. Zwei aufeinanderfolgende Längsschnitte durch ein berindetes Stipularblatt von *Ch. delicatula* var. *verrucosa*.

A. medianer Schnitt. B. tangentialer Schnitt (Flächenschnitt). v″ Scheitelzelle (Endglied), u″ das untere Stipularblatt, i″ Internodialzellen des oberen Stipularblattes; u″ die Berindungslappen. Vergr. $^{70}/_{1}$.

untere, der Blattbasis zunächst liegende Zelle, mehr als die obere, dem Scheitel zuliegende, gestreckt ist. Wir finden hier weiter zwei Knoten, deren Segmentzellen direkt zu Berindungslappen u‴ werden. Da keine Zentralzelle zu sehen ist, so muß man annehmen, daß der Ring der peripheren Zellen nicht geschlossen, sondern die Restzelle auch zu einem Berindungslappen ausgewachsen ist, ähnlich wie wir es bei der Entwicklung der Blattberindung gesehen haben.

Diese merkwürdigen Stipularbildungen habe ich bei *Ch. delicatula* var. *verrucosa* beobachtet; ich habe die betreffenden Pflanzen im Juni in einem Lehmtümpel bei Zürich gefunden und zuerst als Form *bulbillifera* betrachtet. Bei genauer Untersuchung im Laboratorium zeigte sich aber, daß sie keine echten Bulbillen, sondern nur angeschwollene Knoten besaßen. Die Pflanzen wurden in einem Zylindergefäß am Fenster aufbewahrt. Es entwickelten sich rasch frische Sprosse, die bald zu fruktifizieren begannen. Bei der Untersuchung der neu gebildeten Sprosse sah ich zufällig jene merkwürdigen Stipularbildungen, die bei weiterer Untersuchung an zahlreichen der frischen Sprosse vorgefunden wurden. Freilich scheint es keine für diese Form normale Bildung zu sein, da sie nur an den im Laboratorium ausgewachsenen Sprossen beobachtet wurde, die von den älteren Sprossen durch ihre viel hellere Farbe leicht zu unterscheiden waren. Jedenfalls aber weisen diese Bildungen darauf hin, daß die Stipularblätter zweifellos modifizierte Blätter sind.

Es sprechen also auch diese anormalen Bildungen für die Richtigkeit der Annahme (siehe A. Ernst l. c. S. 17), daß die berindeten Charen von einer Urform abstammen, bei welcher die Abkömmlinge des Basalknotens der primären Blätter keine Differenzierung in Berindungsblätter und Stipularblätter zeigten, sondern gewöhnliche gleich ausgebildete Blättchen 2. Ordnung waren. Vermutlich steht *Nitella hyalina* mit ihren aus dem Basalknoten entspringenden Stipularblättern, die sich von den gewöhnlichen Blättern 2. Ordnung meistens gar nicht unterscheiden, der Urform der berindeten Charen sehr nah. Gehen wir von dieser Annahme aus, so ist begreiflich, daß die Stipularblätter der differenzierten Charen bisweilen auch zu Berindungslappen werden können, wie das der seltene in Fig. 6 Taf. I dargestellte Fall zeigt.

3. Achselsproß und akzessorische Sprosse.

Wie wir schon früher angedeutet haben (S. 35), wird die Teilung der Zelle u_1 eines jungen Sproßknotens durch folgende Formeln ausgedrückt:

$$u_1 = v' + g_1'$$
$$g_1' = k_1' + i_1' + V''$$

Ebenso wie in jedem anderen Segment u des Sproßknotens wird der vorgewölbte Teil der Zelle u_1 als v' von der Gliederzelle g_1' abgetrennt (Fig. 11A). Der Unterschied gegenüber den anderen

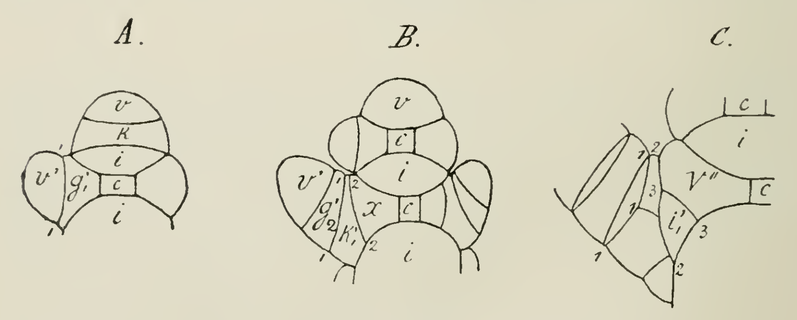


Fig. 11. Erste Entwicklungsstadien eines Achselsprosses.

A. Teilung der Urblattzelle u_1' in v' und g_1' (Wand 1—1). B. Zerfall der primären Gliederzelle g_1' in die Basalknotenzelle k_1' des Blattes I und die Zelle x (Wand 2—2). C. Die Zelle x teilt sich in das untere Blattinternodium i_1' und die Urzelle V'' des Achselsprosses (Wand 3—3). — v Scheitelzelle des Hauptsprosses, k Knotenzelle, i Internodialzellen des Hauptsprosses, c eine der beiden Restzellen des Sproßknotens. Vergr. $^{200}/_1$.

Zellen u ist der, daß die Wand 1—1 im oberen Teile mehr nach außen liegt, und die Gliederzelle g_1' in ihrem oberen Teile so eine größere freie Oberfläche bekommt, als es bei anderen Blättern des Knotens der Fall ist. In der Gliederzelle g_1' tritt bald eine Teilung auf, die den Basalknoten k_1' von der mehr im Sprosse verborgenen Zelle x trennt (Fig. 11B). Die Wand 2—2 setzt sich unten an das Hauptsproßinternodium an, oben aber weder an das obere

Hauptsproßinternodium — wie bei den übrigen Blättern des Sproßknotens — noch an die erste Teilungswand 1—1 der Blattanlage (wie bei *Ch. stelligera*), sondern nimmt eine mittlere Stellung zwischen diesen beiden Extremen ein und stößt an die freie Oberfläche der Gliederzelle g_1'. Auf diese Weise bekommt sowohl die Knotenzelle k_1' als die Zelle x eine freie Oberfläche, allerdings mit dem Unterschiede, daß die Zelle k_1' ringsherum freie Oberfläche besitzt, während die Zelle x solche nur oben und etwas seitlich bekommt.

Die Zelle x wird noch vor der Ausbildung der Scheitelzelle des Achselsprosses durch eine schief verlaufende Wand 3—3 in eine kleine Zelle i_1' und die Urzelle V″ des Achselsprosses geteilt (Fig. 11C). Die Wand 3—3 verläuft ganz ähnlich wie bei *Ch. stelligera*, indem sie sich unten an das untere Hauptsproßinternodium, oben an den Basalknoten k_1' ansetzt. Die Lage der Zelle i_1' gegenüber dem Basalknoten des Blattes I gleicht so der, welche das primäre Internodium eines Blattes II—VIII gegenüber seinem Basalknoten einnimmt (vergleiche Figuren 4C und 4B).

Wir können also die Zelle i_1' als die primäre Internodialzelle des Blattes I ansehen. Ganz dasselbe hat Giesenhagen[1]) bei *Ch. stelligera* nachgewiesen.

Nachträglich tritt bei *Ch. fragilis* und *delicatula* ganz wie bei *Ch. stelligera* in der Zelle i_1' des Blattes I eine senkrechte Halbierungswand auf, die die Zelle i_1' in i_1'r und i_1'l scheidet (vgl. Fig. 12E δ).

Das Fehlen dieser Wand, Querrichtung derselben oder Auftreten von zwei Teilungswänden, wie dies Giesenhagen[2]) für *Ch. stelligera* angibt, konnte ich bei der *Ch. delicatula* und *Ch. fragilis* nie sehen.

Der Basalknoten k_1' entwickelt sich wie bei den übrigen Blättern, mit der Ausnahme, daß die Bildung eines oberen Berindungslappens unterbleibt.

Es tritt in der Zelle u_1' ohne Vorausbildung einer Scheitelzelle direkt eine Halbierungswand auf. Im weiteren verhalten sich die beiden Hälften ganz genau, wie die entsprechenden Zellen anderer Blätter; es ist aber eine gewisse Verspätung in ihrer Entwicklung bemerkbar, die auf ihre besondere Stellung zwischen dem Achselsprosse und dem Blatte zurückzuführen ist. Es wird nämlich infolge der Hervorwölbung und weiteren Entwicklung der Urzelle des Achselsprosses die Zelle u_1' des Knotens k_1' zu einer sehr flachen Scheibe zusammengepreßt, was wahrscheinlich auf ihre weitere Entwicklung hemmend wirkt.

Die Urzelle V″ entwickelt sich im großen und ganzen genau wie bei *Ch. stelligera*. Es tritt zuerst eine Hervorwölbung an der freien Oberfläche auf, die bald als die Scheitelzelle v″ des Achselsprosses abgeschnitten wird (Fig. 12A).

Die Restzelle g″ wird direkt zum Basalknoten des Achselsprosses, während sich die Scheitelzelle v″ ähnlich einer Hauptsproß-

[1]) K. Giesenhagen, l. c. Flora. Bd. 85. 1898 S. 54.
[2]) K. Giesenhagen, l. c. Flora. Bd. 85. 1898 S. 55.

scheitelzelle zu einem Sprosse entwickelt, der dem Hauptsprosse prinzipiell gleichwertig ist. Wie wir sehen, ist die Angabe Migulas,[1]) daß der Achselsproß bei den Charen aus jener Zelle seinen Ursprung

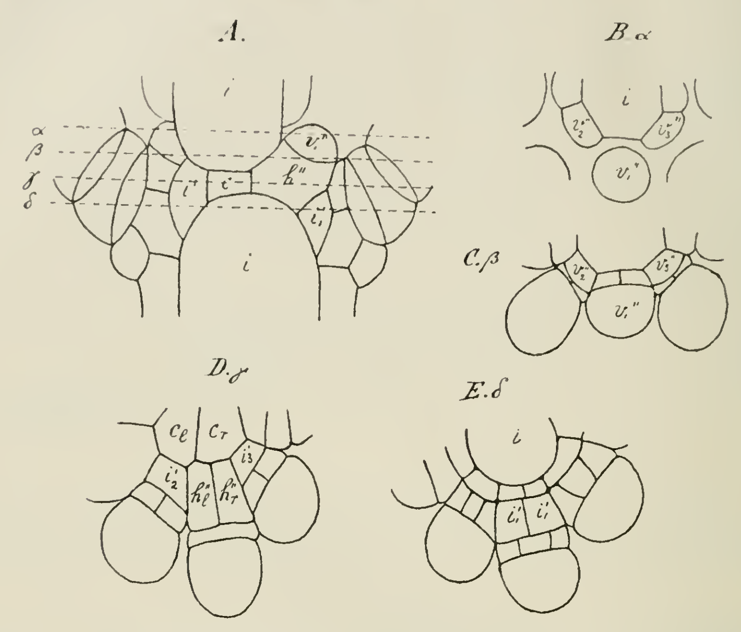


Fig. 12. A. Längsschnitt durch einen Sproßknoten und den noch ganz jungen Achselsproß von *Ch. delicatula.*

v'' die Scheitelzelle des Achselsprosses, h'' eine der beiden Hälften der Gliederzelle g'', c eine der beiden stammeigenen Zellen, i_1' das erste Internodium des Blattes I, i′ erste Blattinternodien, i Hauptsproßinternodien. B, C, D, E. Sukzessive Querschnitte in der durch die Geraden α—δ in A angedeuteten Reihenfolge. Bezeichnungen wie im A. Vergr. $^{270}/_{1}$.

nehme, die bei anderen Blättern zum Berindungslappen wird, eine durchaus unrichtige.

Es bleibt noch die Entwicklung des Basalknotens des Achselsprosses zu verfolgen.

Wir wollen zuerst die Form desselben festzustellen suchen. Dazu benutzen wir die Fig. 12, die sowohl einen medianen Längsschnitt durch den Achselsproß, als auch eine Serie von Querschnitten durch einen entsprechend alten Sproß darstellt. Die Basis des Basalknotens des Achselsprosses wird durch einen Teil des Sproßinternodiums gebildet (Fig. 12 A). An diese Basis schließt sich die durch die beiden stammeigenen Zellen c gebildete Wand an (Fig. 12 A und D), hierauf folgt wieder ein gewölbter und nach vorne reichender Teil des oberen Hauptsproßinternodiums (Fig. 12 A). Seitlich grenzt der Basalknoten an die Zellen g_2' und g_3' der Blätter II und III, oder eventuell an die aus diesen hervorgegangenen Zellen $k_2' + i_2'$

[1]) W. Migula, l. c. S. 29.

und $k_3' + i_3'$ (Fig. 12D). Vorne wird der Basalknoten geschlossen durch die Wand 3—3 der Zelle i_1' und ein Wandstück des Blattbasalknotens k_1' (Fig. 12A).

Ganz ähnlich wie in einem Sproßknoten tritt in dem Basalknoten als erste Wand eine Halbierungswand auf, die in der Medianebene des Achselsprosses liegt. Nach hinten setzt sie sich an eine der zentralen Zellen des Sproßknotens so an, daß eine der Halbierungszellen nämlich h″l mit beiden stammeigenen Zellen des Sproßknotens in direkter Verbindung steht (Fig. 12D).

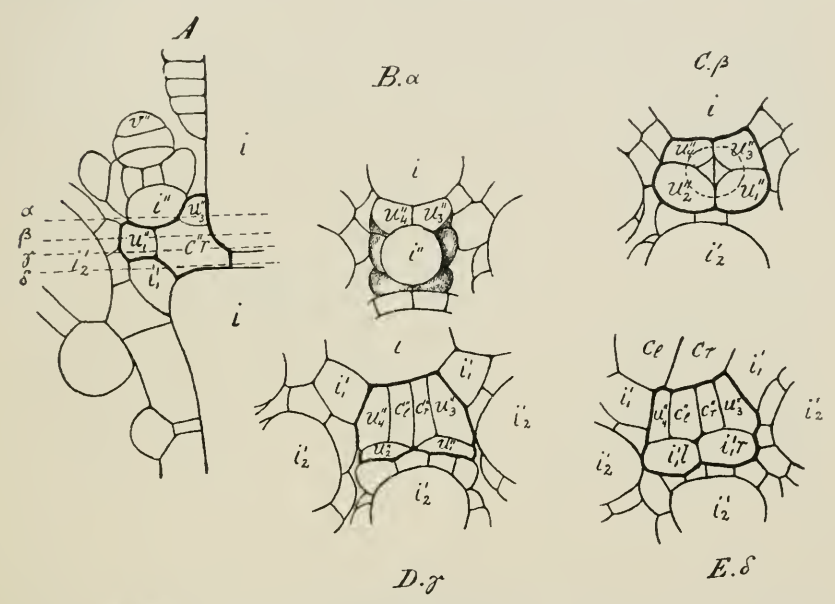


Fig. 13. A. Medianer Längsschnitt durch einen Achselsproß von *Ch. delicatula.* B. C. D. E (α—β). Sukzessive Querschnitte durch den Basalknoten des Achselsprosses in der durch α—β in A angedeuteten Reihenfolge. v″ Scheitelzelle des Achselsprosses, i Hauptsproßinternodien, i_1' das unterste Blattinternodium, i_2' das nächstfolgende Blattinternodium; u_1'', u_2'', u_3''. u_4'' die peripheren Segmente des Basalknotens des Achselsprosses, i″ das unterste Achselsproßinternodium, c″l und c″r die beiden Restzellen des Basalknotens des Achselsprosses; cl und cr die stammeigenen Zellen. Vergr. $^{75}/_1$.

Die weitere Entwicklung geht von der dem Blatte zugekehrten Seite aus. Zunächst entstehen hier rechts und links von der Halbierungswand zwei periphere Zellen u_1'' und u_2'' (Fig. 13A und C). Die Teilungswände verlaufen bogenförmig und stoßen unten an die Zelle i_1' (Fig. 13A), oben an das erste Achselsproßinternodium, seitlich einerseits an die Halbierungswand, andererseits an einen benachbarten Blattbasalknoten (Fig. 13C). Jene merkwürdige Umbiegung der Wand der Zelle u_1'' resp. u_2'', auf welche Giesenhagen bei *Ch. stelligera* aufmerksam macht, habe ich weder bei *Ch. fragilis*, noch bei *Ch. delicatula* gesehen.

Ferner werden in jeder Halbierungszelle noch je eine periphere Zelle u_3'' und u_4'' gebildet (Fig. 13C, D, E). Die Wände, durch welche diese abgetrennt werden, stoßen vorn an die peripheren Zellen u_1'' und u_2'' (Fig. 13C, D) und die Zellen i_1' (Fig. 13E). In ihrem oberen Teile verlaufen sie von vorn nach hinten schief zur Halbierungswand, stoßen bald an dieselbe und setzen sich zugleich an das erste Achselsproßinternodium (Fig. 13C, 14A, B). Nach unten biegen sie etwas um und, zur Halbierungswand fast parallel verlaufend, erreichen sie die stammeigenen Zellen des Hauptsproßinternodiums (Fig. 13D, E, Fig. 14). Da die beiden Zellen u_3'' und u_4'' an die Halbierungswand stoßen, so wird der Kranz der peripheren Zellen im Basalknoten des Achselsprosses vollständig geschlossen. Es besteht somit der Basalknoten des Achselsprosses bei *Ch. delicatula* und *fragilis* aus 4 peripheren Zellen und zwei Zentralzellen

$$k_1' = u_1'' + u_2'' + u_3'' + u_4'' + c''l + c''r.$$

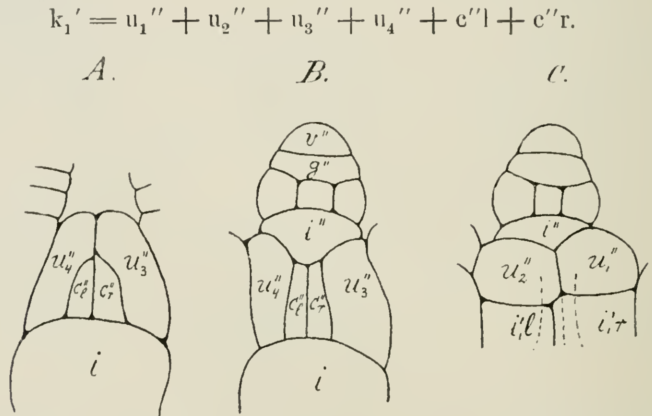


Fig. 14. Sukzessive Tangentialschnitte durch ein und denselben Achselsproß von *Ch. delicatula*.
A, B, C entspricht der Reihenfolge in der Richtung von der Sproßachse gegen das Blatt I. u_1'', u_2'', u_3'', u_4'' periphere Segmente des Basalknotens des Achselsprosses, $c''l$ und $c''r$ die beiden Zentralzellen, $i_1'l$ und $i_1'r$ die beiden Hälften der primären Internodialzelle des Blattes I, i das Hauptsproßinternodium, i'' das unterste Achselsproßinternodium. Vergr. $^{270}/_1$.

An intensiv wachsenden Sprossen verläuft die bisher geschilderte Entwicklung des Achselsproß-Basalknotens sehr rasch. Wenn wir in der Fig. 2 Taf. 1 den dritten und vierten Hauptsproßknoten miteinander vergleichen, so können wir über die rasche Entwicklung des Basalknotens des Achselsprosses und des Achselsprosses selbst eine gute Vorstellung gewinnen. In der Ausbildung und weiteren Entwicklung überholt der Hauptsproß infolge größerer Wachstumsgeschwindigkeit den Achselsproß und erst später, wenn der Hauptsproß seine Wachstumsenergie gewissermaßen erschöpft hat, kann ihn der Achselsproß einholen.

Bei der weiteren Entwicklung des Basalknotens verändern sich nur die peripheren Zellen stark, die Zentralzellen bleiben an Gestalt unverändert, sie nehmen nur an Größe zu.

Von den peripheren Zellen werden die u_1'' und u_2'' direkt zu Urzellen der akzessorischen Sprosse (ganz ähnlich wie bei *Ch. stelligera*); bei *Ch. delicatula* habe ich nie beobachtet, daß diese Entwicklung unterbleibt.

Hier will ich nur die erste Entwicklung dieser Zellen schildern, später, bei der allgemeinen Betrachtung der akzessorischen Bildungen, werden wir dann die Bedingungen kennen lernen, unter welchen diese ersten Anlagen zu Sprossen auswachsen können.

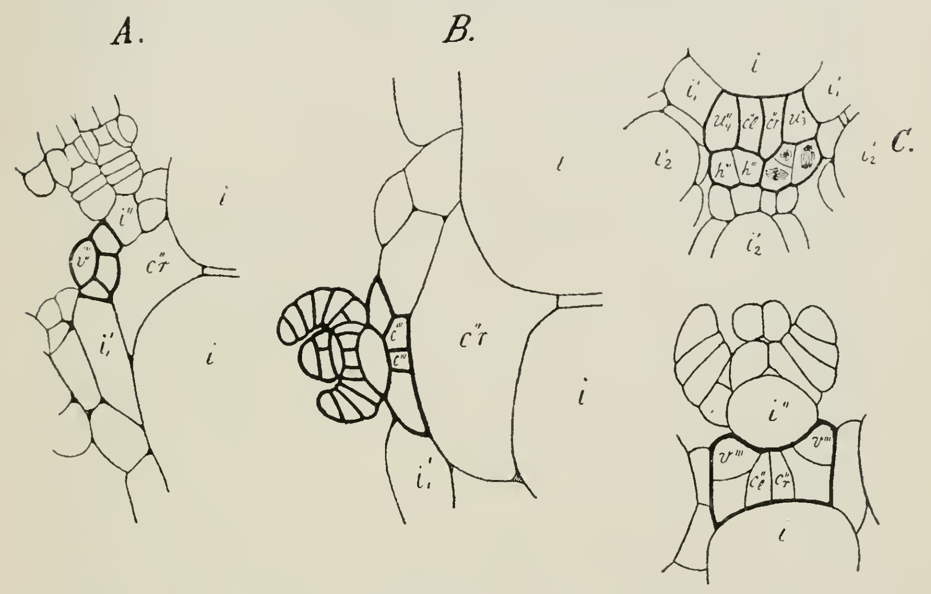


Fig. 15. A und B zwei akzessorische Sprosse in verschiedenen Stadien der Entwicklung.

v''' die Scheitelzelle, c''' die Zentralzellen im Basalknoten des akzessorischen Sprosses; i die Hauptsproßinternodien; c''r die rechte Zentralstelle des Basalknotens des Achselsprosses; i_1' das erste Internodium des Blattes 1; i'' das erste Internodium des Achselsprosses. Vergr. $^{120}/_1$. C. Querschnitt eines Basalknotens des Achselsprosses von *Ch. delicatula*. u_3'' und u_4'' die beiden seitlichen Segmentzellen; c''l und c''r die beiden Zentralzellen im Basalknoten des Achselsprosses. Die Zellen u_1'' nnd u_2'' haben bereits eine weitere Entwicklung erfahren; der Schnitt hat die Basalknoten der beiden akzessorischen Sprosse getroffen; h''' die beiden Hälften des Basalknotens des einen akzessorischen Sprosses; in dem Basalknoten des zweiten akzessorischen Sprosses ist bereits ein Segment gebildet und zwei andere in Bildung begriffen (Mitose). Vergr. $^{260}/_1$. D. Tangentialer Schnitt durch den Basalknoten eines Achselsprosses. Von den Zellen u_3'' und u_4'' sind bereits Vegetationspunkte abgeschnitten (v'''); c''l und c''r die Zentralzellen des Basalknotens. Vergr. $^{130}/_1$.

Die Entwicklung geht folgendermaßen vor sich: nach der Hervorwölbung der Zelle u_1'' resp. u_2'' wird sie in die Scheitelzelle v''' und die Gliederzelle g''' des akzessorischen Sprosses geteilt. Die Gliederzelle wird direkt, wie bei dem Achselsprosse, zum Basalknoten des akzessorischen Sprosses. Es tritt in derselben eine Halbierungswand auf, die fast parallel zur Halbierungswand im Basalknoten

des Achselsprosses verläuft (Fig. 15C, h‴ + h‴). Dann werden in h‴l und h‴r ähnlich wie in einem Sproßknoten periphere Zellen abgegliedert. In der Figur 15C sieht man an einem Querschnitt durch den Basalknoten des Achselsprosses die erste Entwicklung der Zellen u_1'' und u_2''. Der Schnitt wurde so geführt, daß er die Basalknoten der beiden akzessorischen Sprosse traf. In dem linken ist bereits die Halbierungswand gebildet, in dem rechten sieht man schon eine periphere Zelle abgeschnürt und zwei Karyokinesen zur Bildung weiterer peripherer Zellen. In diesem Falle tritt eine Eigentümlichkeit auf: es werden zuerst jene Zellen gebildet, die dem Zentrum des Sprosses zugekehrt sind, im Vergleich zum Basalknoten des Achselsprosses, also in umgekehrter Reihenfolge. Wahrscheinlich verhält sich der Basalknoten des akzessorischen Sprosses dem Achselsprosse gegenüber, wie der Basalknoten des letzteren gegenüber dem Blatte I.

Die ersten Entwicklungsstadien des akzessorischen Sprosses sind schon verhältnismäßig früh vorhanden, folgen aber dem rasch wachsenden Hauptsprosse in der weiteren Entwicklung nur in sehr langsamem Tempo nach. Die Figur 15B stellt eine Partie eines Längsschnittes durch einen alten, jedenfalls einjährigen Sproß dar, der auch einen der zwei akzessorischen Sprosse getroffen hat; der Achselsproß war gut ausgewachsen, vielleicht 10 bis 15 cm lang. Wie wir sehen, besitzt der akzessorische Sproß schon einen verhältnismäßig wohl ausgebildeten Blattknoten, der andere akzessorische Sproß war auf demselben Stadium.

Aus den peripheren Zellen des Basalknotens eines jeden akzessorischen Sprosses können unter günstigen Verhältnissen wiederum akzessorische Sprosse höherer Ordnung sich entwickeln.

Gehen wir jetzt zu der Entwicklung der peripheren Zellen u_3'' und u_4'' des Basalknotens des Achselsprosses über. Von ihnen wird eine größere oder kleinere Anzahl von Zellen höherer Ordnung abgegliedert (Fig. 15D, v‴), die unter günstigen Bedingungen Adventivgebilde verschiedener Art liefern können, wie Rhizoiden, Zweigvorkeime und nacktfüßige Zweige. Akzessorische Sprosse habe ich nie aus den Zellen u_3'' und u_4'' sich entwickeln sehen. Es scheint, daß nur die primär angelegten Zellen des Basalknotens des Achselsprosses u_1'' und u_2'' im Stande sind akzessorische Sprosse zu liefern.

Damit sind wir am Ende der Darstellung des ersten Teiles unserer Untersuchung angelangt. Das eingehende Studium hat ergeben, daß *Chara delicatula* und *Chara fragilis* sich in der ganzen Entwicklung des Vegetationskörpers nur in ganz unwesentlichen Punkten unterscheiden.

Gehen wir jetzt zum zweiten Teil unserer Aufgabe, zur Untersuchung der für *Ch. delicatula f. bulbillifera* so charakteristischen Sproß- und Wurzelknöllchen über, die der echten *Ch. fragilis* vollständig fehlen.

B. Untersuchungen über die vegetative Vermehrung von *Chara delicatula f. bulbillifera*.

Zieht man einen Sproß von *Ch. delicatula f. bulbillifera* sorgfältig aus dem Substrate, so fallen sofort an den unterirdischen Teilen der Pflanze zahlreiche kleinere und größere fast schneeweiße, mehr oder weniger runde Gebilde auf. Es sind dies die sog. „Knöllchen", die schon bei der Besprechung der äußeren Morphologie (S. 3 und 7) erwähnt worden sind. Ihrer Entstehung nach können wir sie in Stengel- und Wurzelknöllchen einteilen.

I. Stengelknöllchen.

Chara delicatula f. bulbillifera ist eine mehrjährige Pflanze. Die Überwinterung wird erstens durch alle unteren, mit Stärke erfüllten Stengelknoten besorgt, in exquisiter Weise aber durch unterirdische besonders ausgebildete Sproßknöllchen, die noch in stärkerem Maße als die oberirdischen Stengelknoten mit Reservematerial erfüllt sind. Die Sproßknöllchen sind also nichts anderes als besonders ausgebildete Stengelknoten. Ihre besondere Gestalt ist darauf zurückzuführen, daß ihnen normal ausgebildete Blätter stets fehlen. Untersucht man einen Sproß vom Vegetationspunkt gegen die Basis hin, so kann man alle Übergänge zwischen normalen Knoten und den unterirdischen Sproßknöllchen wahrnehmen. Unterhalb einer größeren Anzahl von Sproßknoten mit normalen Blättern finden sich andere, deren Blätter immer mehr und mehr rudimentär werden; die Anzahl der Blattglieder nimmt stark ab und im einfachsten Falle findet sich die ungeteilt bleibende Scheitelzelle, die dem Basalknoten direkt aufsitzt. Nicht selten schlagen die Blätter eine besondere Entwicklung ein, so daß auf Schnitten die Teilungsfolge dieser rudimentären Blätter manchmal nur schwer festzustellen ist. Die Berindung der Sproßinternodien ist unvollkommen oder fehlt ganz. Querschnittserien durch solche Knoten zeigen aber, daß die Gesetzmäßigkeit in der Teilung wenigstens bis zur Bildung der Basalknotenzellen k' der primären Blätter innegehalten worden ist.

Besondere Mannigfaltigkeit in der Ausbildung zeigten die Sproßknöllchen an den im Laboratorium gezogenen Pflanzen. Die Figuren 1—5 Tafel II veranschaulichen die Form und Differenzierung der Knöllchen. Fig. 1 Taf. II ist ein Längsschnitt durch ein kleines Knöllchen, welcher uns zeigt, daß die Anordnung der Zellen sich nur wenig von derjenigen des normalen Sproßknotens unterscheidet. Zwischen den beiden Internodialzellen liegen die flachen, zusammengepreßten, stammeigenen Zellen, dann folgt nach links die Internodialzelle i_1' des rudimentären Blattes und darauf der Basalknoten. In demselben sieht man deutlich die Zentralzelle ohne Stärke, oberhalb derselben die Abkömmlinge der Zelle u_1' mit einem Stück des oberen Berindungsschlauches; unterhalb der Zentralzelle die Abkömmlinge der Zelle u_4' und seitlich die Zelle u_3' resp. u_2'. Auf dem Basalknoten sitzt die kegelförmige Scheitelzelle des Blattes. Die Zellen des

Basalknotens, mit Ausnahme der Zentralzelle und einiger kleinen embryonalen Zellen, sind mit Stärke erfüllt.

Ein ähnliches Bild zeigt Fig. 3 Taf. II, obwohl hier die Zellanordnung schon etwas komplizierter erscheint.

In der Figur 4 Tafel II, die ein Sproßknöllchen wiedergibt, sieht man deutlich die zapfenförmigen Scheitelzellen der Blätter. Die aus den Zellen u_1' hervorgegangenen embryonalen Zellen bilden einen dichten Kranz um die Basis des oberen Sproßinternodiums. Merkwürdigerweise sind die Stipularblätter fast normal ausgebildet; diese regelmäßige Gestaltung habe ich aber trotz Untersuchung einer großen Zahl typischer Sproßknöllchen nur dies eine Mal gesehen.

In Fig. 2 Taf. II ist der Habitus des Knöllchens und die Anordnung seiner Zellen sehr unregelmäßig. Aus der großen Zahl kleiner Zellen sehen wir drei zapfenförmige Zellen hervorragen, die in Analogie mit den gleichgestalteten Gebilden in Figuren 4 und 1 wohl als Blattscheitelzellen zu deuten sind. Auf der rechten Seite des Sproßknöllchens um die Insertionstelle des Zweigvorkeimes herum, sieht man eine große Zahl von Zellen, in deren Anordnung man keinen Einblick gewinnen kann, ferner sieht man hinten einen mehrzelligen Zapfen, der an eine ähnliche Bildung am Stengelknöllchen von *Ch. baltica* erinnert (Giesenhagen[1])).

In Fig. 5 Taf. II sind wieder die Zellen i_1' und die stammeigenen Zellen deutlich erkennbar, über die Bedeutung der anderen Zellen ist dagegen wenig zu sagen. Vermutlich gehören die links von der Längsachse des Sprosses gelegenen Zellen (des dargestellten Längsschnittes) einem stark metamorphosierten Blatt an. Wir sehen eine mittlere und zwei äußere Zellreihen; die mittleren Zellen sind vielleicht die Knoten und Internodien des Blattes, die äußeren dessen stark metamorphosierte Rindenzellen und Blättchen 2. Ordnung; dagegen ist eine solche Ableitung für den auf der rechten Seite des Schnittes gelegenen Zellkomplex ohne Anhaltspunkte.

In den besprochenen Figuren sind nur einige einfachere Formen dargestellt worden. Es kommen aber oft viel kompliziertere Gebilde zu stande, besonders wenn die ersten Knoten des Achselsprosses sich auch mit Reservestoffen anfüllen, ebenfalls zu Knöllchen werden und mit den Knöllchen des Hauptsprosses einen zusammenhängenden Komplex bilden.

Sämtliche Sproßknöllchen sind aus mehr oder weniger großen, nicht mehr teilungsfähigen und aus kleineren embryonalen Zellen zusammengesetzt. Die ersteren sind meist reich mit Stärke erfüllt und weisen fragmentierte Kerne auf. Die ebenfalls nicht mehr teilungsfähigen, flachen Zentralzellen sind stets ohne Stärke. Nur aus embryonalen Zellen können adventive Gebilde hervorgehen. Verglichen mit einem normalen Knoten ist die Zahl der embryonalen Zellen an einem Stengelknöllchen eine größere.

Die Stärkekörner der Stengelknöllchen unterscheiden sich von denen der Wurzelknöllchen in keiner Weise, wir wollen sie deshalb bei der Untersuchung der Wurzelknöllchen besprechen.

---

[1]) K. Giesenhagen, l. c. Flora. Bd. 82. Jahrg. 1896. S. 411.

II. Wurzelknöllchen.

Wurzelknöllchen sind an *Ch. delicatula* seltener als Stengelknöllchen und meistens bedeutend kleiner. In der Natur habe ich selten größere Exemplare gefunden; an den im Laboratorium kultivierten Pflanzen jedoch waren die Knöllchen nicht nur reichlicher vorhanden, sondern erreichten auch eine bedeutende Größe. Die größten, die ich gesehen habe, hatten einen Durchmesser von 4 mm.

Die größeren Formen sind makroskopisch sehr oft von den Stengelknöllchen nicht zu unterscheiden; die mikroskopische Untersuchung von Längsschnitten dagegen gibt über ihre Entstehung leicht Aufschluß.



Fig. 16. Wurzelschlauch, dessen innere Wand mit Stärkekörnern besetzt ist. Vergr. 40/1.

Die Wurzeln der Characeen sind bekanntlich lange farblose Schläuche mit Spitzenwachstum. Fast das ganze Zelllumen wird durch den Zellsaftraum ausgefüllt, der, ähnlich wie in einer Internodialzelle des Sprosses, beim Wachstum der Urzelle durch Zusammenfließen der sich bildenden Vacuolen entsteht.

Das Protoplasma bildet einen dünnen Wandbeleg und eine größere Anhäufung an der Spitze. In der Plasmakappe des Scheitels befindet sich der Kern. Zwischen demselben und dem Scheitel des Schlauches befindet sich eine Ansammlung von kleinen, ihrer chemischen Natur nach unbekannten Glanzkörpern, die nach neuesten Untersuchungen von Giesenhagen[1]) und Schröder[2]) als Statolithen fungieren sollen. Ob dieselben in einer Vacuole oder direkt in Plasma sich befinden, läßt sich zur Zeit nicht entscheiden.

Im wandständigen Plasma findet in den inneren Schichten Rotation statt; die Plasmakappe des wachsenden Scheitels ist in Ruhe.

Auf einige Tatsachen mich stützend, bin ich zu der Annahme gekommen, daß auch in den Rhizoiden wie in den Internodialzellen des Sprosses eine äußerst zarte, unbewegliche, äußere Protoplasmaschicht vorkommt. Zufällig fand ich nämlich einige Rhizoiden, in welchen die innere Wandseite, in ganz ähnlicher Weise wie die Internodialzellen des Sprosses mit Chlorophyllkörnern, mit langgestreckten Stärkekörnern von eigentümlicher Form bedeckt war (Fig. 16); da dieselben ruhig blieben, während das Plasma lebhafte Strömung zeigte, so müssen sie sich in einer ruhenden Plasmaschicht befunden haben.

[1]) Giesenhagen, K., Über innere Vorgänge bei der geotropischen Krümmung der Wurzeln von Chara. (Berichte der deutsch. botan. Gesellschaft. Bd. XIX Jahrg. 1901. S. 277—285.)

[2]) Schröder, H., Zur Statolithentheorie des Geotropismus. (Beihefte zum botan. Zentralblatt. Bd. XVI. 1904. S. 269—288.)

Diese merkwürdige Erscheinung des Auftretens von Stärkekörnern in den langgestreckten Zellen der Rhizoiden habe ich nur an wenigen Exemplaren gefunden; ob es auch Reservestärke war, gleich der in den Wurzelknöllchen, konnte ich nicht entscheiden.

Nachdem das einzellige Rhizoid eine gewisse Länge erreicht hat, tritt in demselben eine Teilung ein, wodurch 2 ungleich große Zellen gebildet werden, erstens eine kleine, dicht mit Plasma erfüllte Zelle, die wieder die Fähigkeit besitzt zu einem Wurzelschlauch auszuwachsen und die wir dementsprechend als Scheitelzelle v auffassen können, und zweitens eine lange Restzelle g.

Die Teilungswand ist nicht senkrecht zur Längsachse der Wurzel gerichtet, sondern verläuft Sförmig, in ihrem mittleren Teil fast parallel zur Längsachse der Wurzel (Fig. 17 A). Durch fortwährendes

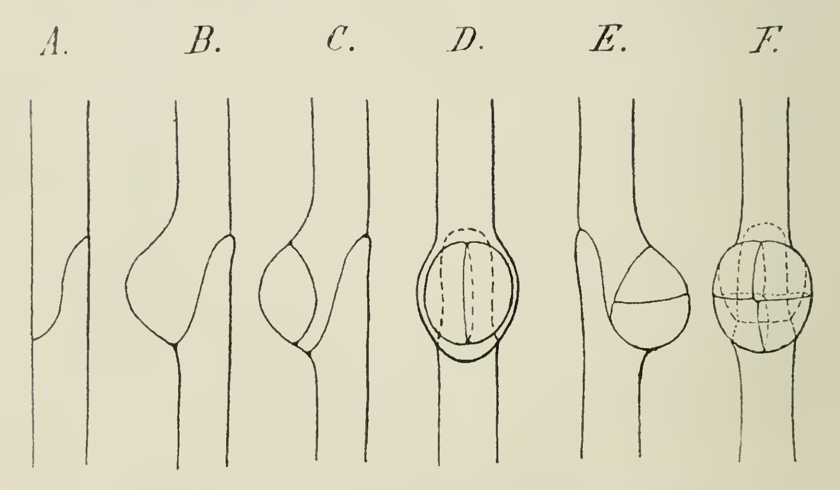


Fig. 17. Aufeinanderfolgende Stadien der Ausbildung des Wurzelknotens. Erklärung im Texte. Vergr. $^{120}/_{1}$.

Spitzenwachstum der Scheitelzelle und wiederholte Teilungen derselben entsteht ein langer mehrzelliger Schlauch, in welchem die Zellen durch die für die Wurzeln charakteristischen Sförmigen Wände getrennt sind. Zwei solche Zellen gleichen, wie sich A. Braun ausdrückt, zwei umgekehrt mit den Sohlen aneinander liegenden Füßen. Jede dieser Zellen besitzt an der der Scheitelzelle v zugekehrten SWand eine größere Ansammlung von Protoplasma. Bald nach der Teilung der Wurzel in v und g wölbt sich die Fußspitze der Zelle g nach außen (Fig. 17 b); diese Hervorwölbung ist mit Plasma dicht erfüllt und wird von der Zelle g nach einer vorausgehenden mitotischen Kernteilung durch eine schräge perikline Wand abgetrennt (Fig. 17 C). Diese perikline Wand setzt sich entweder nach unten an die Sförmige Querwand (Fig. 17 E) oder erreicht dieselbe nicht, so daß eine kalottenförmige Zelle abgeschnitten wird (Fig. 17 C). Der letztere Fall kommt bei *Chara delicatula f. bulbillifera* am häufigsten vor.

Die größere der beiden Zellen entwickelt sich nicht weiter, es tritt bald eine Fragmentation ihres Kernes ein; die kleine Zelle teilt sich dagegen weiter, wobei aus ihr ein sog. Verzweigungsknoten entsteht. Wir haben hier also einen analogen Vorgang wie bei einem Sprosse, da sich die Gliederzelle in einen Knoten und eine nicht weiter entwicklungsfähige Internodialzelle teilt

$$(g = k + i).$$

Die Zelle k teilt sich durch eine senkrechte Wand in zwei gleich große Hälften, ganz ähnlich wie in einem Sproßknoten $(k = hl + hr)$ Fig. 17 D. In jeder Hälfte tritt eine fast horizontale oder etwas schräg gerichtete Wand auf, die jede Halbierungszelle in fast gleich große Hälften zerlegt (Fig. 17 E und F).

Analog den Teilungen im Sproßknoten haben wir es hier nach der mir wohl begründet erscheinenden Annahme von Giesenhagen[1]) nicht mit einer sekundären Halbierung zu tun, sondern mit einem Segmentierungsvorgang, wobei nur zwei Segmente gebildet werden, die fast die Hälfte der Halbierungszellen einnehmen. Für *Ch. aspera* gibt Giesenhagen an, daß diese Segmente die 2 unteren Zellen seien; er zieht diesen Schluß daraus, daß beim Vorhandensein von nur 2 Wurzelknöllchen diese stets aus den unteren Zellen stammen, die als Segmentzellen entwicklungsfähiger als die Restzellen sind. Bei *Ch. delicatula* ist eine ähnliche Beweisführung nicht möglich, da die Knöllchen eine ganz andere Form als bei *Ch. aspera* besitzen, nämlich maulbeerartig oder nierenförmig wie bei *Ch. fragifera* sind, und es oft kaum festzustellen ist, ob alle der 4 Zellen des Verzweigungsknotens oder nur einige derselben sich an der Bildung des Knöllchens beteiligt haben. In einigen Fällen gelang es mir jedoch dies zu verfolgen. So sieht man in der Figur 8 Tafel II deutlich, daß das kleine Knöllchen aus oberen Zellen des Verzweigungsknotens sich entwickelt hat, während eine der zwei unteren zum Ausgangspunkt einer gewöhnlichen Seitenwurzel wurde.

Einen ganz ähnlichen Fall haben wir in der Fig. 18 C (man sieht an dem Längsschnitt durch das wenigzellige Knöllchen nur eine große, mit Stärke erfüllte, nicht mehr teilungsfähige Zelle). Dies alles spricht eigentlich nur dafür, daß keine von den 4 Zellen zur Knöllchenbildung besser befähigt ist als die andere. Fig. 7 Taf. II gibt uns eher Anhaltspunkte dafür, welche der 4 Zellen wir als Segmentzellen aufzufassen haben. Es sind hier offenbar die unteren Zellen, die zu Rhizoiden auszuwachsen beginnen, während von den Restzellen seitlich Segmente abgegliedert wurden, die ihrerseits zu Rhizoiden auswachsen. Dies Beispiel spricht also ganz besonders für die von Giesenhagen angenommene Analogie zwischen Sproßknoten und dem Verzweigungsknoten der Rhizoiden.

Die Knöllchen, die aus dem Verzweigungsknoten durch fortgesetzte Teilungen aller oder einiger der 4 Zellen ihren Ursprung nehmen, sind bei *Ch. delicatula f. bulbillifera* von verschiedener Größe, von punktkleinen bis zu solchen, die, wie erwähnt, im Maximum 4 mm Durchmesser besitzen.

---

[1]) K. Giesenhagen, l. c. Flora. Bd. 82. Jahrg. 1896. S. 396.

Makroskopisch betrachtet, erscheinen sie als kleinere oder größere weiße Kügelchen. Sie weisen keine lappige Zerteilung auf, wie es bei *Ch. baltica* der Fall ist; sie sind viel mehr kompakt und zeigen viele Ähnlichkeit mit den Knöllchen von *Ch. fragifera*, sowohl dem Habitus, als auch der Anordnung der Zellen nach. Eine genaue Kenntnis des inneren Baues dieser Knöllchen ist nicht leicht zu gewinnen.

An jungen oder älteren wenigzelligen Knöllchen ist die Anordnung noch verhältnismäßig leichter bestimmbar. In Figur 9 Tafel II sieht man deutlich die SWand, ferner die erste Halbierungswand. Aus jeder der 4 Zellen des Verzweigungsknotens hat sich ein kleiner Zellkomplex entwickelt. Die am reichsten differenzierte

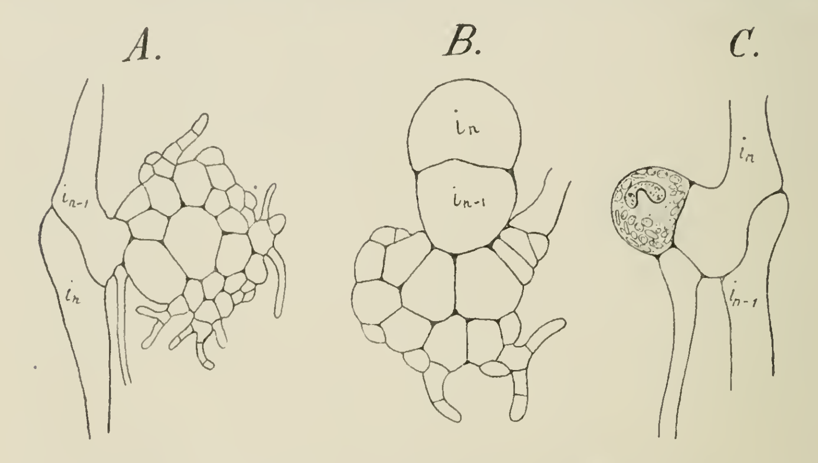


Fig. 18. A Längsschnitt, B Querschnitt durch Wurzelknöllchen.

n und i_{n-1} zwei aufeinanderfolgende Wurzelzellen (Internodien) nach der Abgliederung der Urzelle des Verzweigungsknotens. Einige von den an der Peripherie gelagerten Vegetationspunkten haben schon Wurzeln und Zweigvorkeime (mit Querwänden versehene Schläuche, siehe S. 125) geliefert. A. Vergr. $^{35}/_{1}$, B Vergr. $^{70}/_{1}$. C. Längsschnitt durch ein wenigzelliges Knöllchen; es ist nur eine Restzelle auf dem Schnitt getroffen; aus einer der beiden unteren der 4 Zellen des Verzweigungsknotens hat sich eine Wurzel entwickelt. Vergr. $^{62}/_{1}$.

Zelle (links oben) bildete einige Vegetationspunkte, von welchen einer zum Wurzelfaden ausgewachsen ist, und einige größere mit Stärke erfüllte Zellen. Die linke untere Knotenzelle lieferte 3 Zellen: die linke obere ist die Scheitelzelle, die untere die Restzelle, von der seitlich noch ein Vegetationspunkt abgegliedert wurde. Aus der rechten oberen Knotenzelle sind 4 Zellen hervorgegangen: eine Scheitelzelle, zwei seitlich von der Restzelle abgegliederte Zellen, und die Restzelle selbst. Von der rechten unteren Knotenzelle wurde nur eine Zelle abgegliedert.

Diese Abkömmlinge der 4 primären Zellen des Verzweigungsknotens bilden ein zusammenhängendes Knöllchen.

An älteren, großen Knöllchen ist die Anordnung der Zellen oft eine sehr komplizierte. Aber selbst an diesen kann man wie

an den wenigzelligen immer feststellen, daß die Bildung des Knöllchens durch die gewöhnlichen Teilungen im Wurzelknoten eingeleitet wird. In dem Querschnitt (Fig. 18 B) sieht man deutlich die erste Halbierungswand; jedes der Segmente hat einen Zellkomplex gebildet, welche zusammen ein einziges kompaktes Knöllchen darstellen. Ferner geht aus der Figur hervor, daß die Größe der Zellen gegen die Peripherie hin abnimmt, zu äußerst stets die kleinen embryonalen Zellen liegen. Das gleiche sehen wir auf dem Längsschnitt (Fig. 18 A) durch ein Wurzelknöllchen.

Zur Orientierung über die Entstehungsfolge der Zellen dient uns dieselbe Methode, die Giesenhagen für *Ch. fragifera* eingeführt hat. Hat man nämlich einen Vegetationspunkt auf einem Längsschnitt getroffen, so beobachtet man in der Richtung vom Vegetationspunkte bis zur Basis des Knöllchens in den Zellen die relative Größe der Stärkekörner. Die Stärkekörner derselben Zelle unterscheiden sich wenig von einander, diejenigen verschiedener Zellen in Betreff ihrer Größe oft sehr stark, denn je näher die Zellen dem Vegetationspunkte liegen, desto kleiner sind die Stärkekörner. Bei *Ch. delicatula* finden wir in Anordnung und Größe der Stärkekörner ähnliche Verhältnisse wie bei *Ch. fragifera.*

Der größte Teil eines Knöllchens besteht aus nicht mehr teilungsfähigen Zellen, die mit Stärke erfüllt sind. Infolge ihrer Größe überwölben sie oft die zahlreichen kleinen embryonalen Zellen.

Die Stärkezellen besitzen Vacuolen, die bei den größten Zellen einen inneren Saftraum bilden können, der jedoch nie eine bedeutende Größe erreicht. Plasma und Stärkekörner zusammen übertreffen ihn stets an Volumen. Ferner besitzen diese Stärkezellen je nach dem Alter eine größere oder kleinere Zahl von fragmentierten Kernen, während die embryonalen Zellen über einen großen, kugeligen oder scheibenförmigen Kern verfügen.

Die Stärkekörner der Knöllchenzellen sind nach Giesenhagen vorwiegend stab- oder spindelförmig, oft 4—5mal so lang als breit, meist einfach, selten zwei- bis vielfach zusammengesetzt, stets deutlich geschichtet. In meinem Untersuchungsmaterial besaßen sie meist ovale oder rundliche, selten spindelförmige oder viereckige Gestalt; sie waren meist einfach, nicht selten auch doppelt zusammengesetzt: die Schichtung konnte deutlich bemerkt werden. Der Größe nach waren sie sehr verschieden, die größten waren 60 μ lang und 30 μ breit, die kleinsten besaßen 1 μ im Durchmesser.

Die Stärkekörner kommen außer in den Zellen der Stengelknoten, der Stengel- und Wurzelknöllchen auch etwa in Internodialzellen vor: erstens in der ersten nackten Fußzelle nacktfüßiger Zweige, zweitens in den schon erwähnten Zellen der Rhizoiden (Fig. 16). Jedoch scheint hier das Vorkommen der Stärkekörner nur eine Ausnahme zu sein. Ich konnte es nur in 2 Fällen nachweisen, in denen die Anordnung der Stärkekörner gleich derjenigen der Chlorophyllkörner in einer Sproßinternodialzelle war. Der Form nach unterscheiden sich die in nacktfüßigen Zweigen gefundenen Stärkekörner wesentlich von den in Rhizoiden vorkommenden. Im ersteren Falle waren fast alle einfach stabförmig oder seltener spindelförmig, die

Längsachse parallel der Längsachse der Zelle; im zweiten dagegen waren die verschiedensten Formen der Stärkekörner vorhanden, wie aus den Figuren 8—11 Tafel I ersichtlich ist. Charakteristisch sind die merkwürdigen Einschnürungen, die parallel zu einander und quer zur Längsachse des Kornes gerichtet sind; meist verlaufen sie rings um das Korn herum, manchmal aber, wie bei dem spindelförmigen Korn in Figur 9 Tafel I, ist die Einschnürung eine einseitige. Mitunter sah man, daß an der Spitze des Kornes 2 kleine Körner, wie durch Sprossung gebildet, sich emporrichteten. Eine Schichtung war bei diesen Körnern gar nicht zu sehen; dagegen zeigten alle die typische Jodreaktion: in Chloralhydrat quollen sie rasch auf, und erst während dieser Quellung war eine schwache Schichtung wahrnehmbar (Fig. 11 Taf. I). Vermutlich handelt es sich um ähnliche mehrfach zusammengesetzte Stärkekörner wie bei *Ch. stelligera* (Giesenhagen).[1]

III. Biologische Bedeutung der Knöllchen.

Die vegetative Fortpflanzung, auch als monogene oder ungeschlechtliche bezeichnet, deren vorwiegend quantitativer Charakter als bloße „Vermehrung" besonders hervorzuheben ist, kommt mit wenigen Ausnahmen fast allen Pflanzen zu. Auch die Characeen besitzen neben der typischen geschlechtlichen auch eine ausgeprägt vegetative Fortpflanzung. Im einfachsten Falle werden keine besonderen Organe gebildet, der Sproßknoten mit seinen zahlreichen, in den Blattachseln befindlichen, embryonalen Zellen steht alsdann im Dienste der Vermehrung. Durch Absterben der Internodien werden die einzelnen Knoten frei, gelangen auf den Boden, und die Vegetationspunkte liefern neue junge Pflanzen. Unter Umständen braucht der Knoten von der Mutterpflanze nicht losgelöst zu werden; neue Sprosse werden auch an den intakten Sprossen erzeugt. Bei einigen Formen werden aber, ohne daß der Sproßknoten seine Fähigkeit zur Vermehrung verliert, besondere Organe, die speziell im Dienste der vegetativen Vermehrung stehen, gebildet.

Es sind das die Sproß- und Wurzelknöllchen. Es ist einleuchtend, daß solche besondere Vermehrungsorgane von großer biologischer Bedeutung für die Pflanze sind. Ein Knöllchen besitzt häufig mehr Vegetationspunkte als ein normaler Knoten, dementsprechend kann auch seine Leistungsfähigkeit größer sein. Gewöhnliche Sproßknoten bilden nur unter besonderen Bedingungen neue Sprosse; Sproß- und Wurzelknöllchen dagegen, die fast ausschließlich im Substrat gebildet werden, können jederzeit zur Bildung neuer Sprosse angeregt werden. Der oberirdische Stengelknoten ist ferner äußeren schädlichen Einflüssen viel mehr ausgesetzt als das in der Erde befindliche Knöllchen. Wenn wir uns erinnern, daß außer der Umwandlung von Sproßknoten in Sproßknöllchen auch die zahlreichen Rhizoiden eine große Zahl von Wurzelknöllchen er-

[1]) Giesenhagen, K. l. c. Flora. Bd. 82. Jahrg. 1896. S. 431.

zeugen können, so werden wir erst recht die biologische Bedeutung der Knöllchen verstehen.

Nicht alle Characeen mit besonderen vegetativen Vermehrungsorganen besitzen sowohl die einen als die anderen Formen. Bei den einen, wie bei *Ch. aspera*, werden nur Wurzelknöllchen. bei *Ch. fragifera* und *Ch. delicatula f. bulbillifera* Wurzel- und Stengelknöllchen, bei *Ch. stelligera* nur die letzteren gebildet. Sogar bei solchen Arten, die beide Formen der Vermehrungsorgane besitzen. ist meistens die eine gegenüber der anderen in ihrer Keimungsfähigkeit herabgesetzt: so sind bei *Ch. fragifera* die Wurzelknöllchen, bei *Ch. delicatula* die Sproßknöllchen von größerer Bedeutung.

Betrachten wir jetzt die aus Sproßknoten, Sproßknöllchen und Wurzelknöllchen durch Keimung entstehenden Adventivgebilde. Wir können dreierlei Sproßarten unterscheiden, die im Dienste der vegetativen Vermehrung entstehen:

1. die schon in der Morphologie des Sproßknotens beschriebenen akzessorischen Sprosse, die aus dem Basalknoten des Achselsprosses ihren Ursprung nehmen;
2. nacktfüßige Zweige;
3. Zweigvorkeime.

Die Bildung der akzessorischen Sprosse haben wir bereits untersucht; wir wollen jetzt die weitere Entwicklung, sowie auch die Bedingungen kennen lernen, unter welchen die akzessorischen Sprosse zur Ausbildung gelangen können.

An sämtlichen einjährigen Sprossen, die im Laboratorium sich ausgebildet hatten, waren makroskopisch nie akzessorische Sprosse zu sehen, da aber festgestellt werden kann, daß solche Gebilde auf einem gewissen Entwicklungsstadium an jedem Quirl vorhanden sind, so muß man zu der Annahme kommen, daß sie während einer Wachstumsperiode (Frühling, Sommer, Herbst) unter ganz normalen Bedingungen nicht zu stärkerer Ausbildung gelangen, als wie sie in Fig. 15 B dargestellt sind. Daß sie aber unter besonderen Verhältnissen auch an einjährigen Sprossen auswachsen können, haben die nachfolgend beschriebenen Versuche ergeben. Als Material zu denselben benutzte ich die im Laboratorium überwinterten Sprosse, die im Frühling ein üppiges Wachstum zeigten. Drei Reihen von Versuchen wurden angestellt. In der ersten Versuchsserie A wurden nur angewurzelte Sprosse gebraucht. In der zweiten Serie B wurden isolierte Sproßknoten frei im Wasser liegend gehalten; die Knoten waren jung, vielleicht einen Monat alt. — Endlich in der dritten Serie C wurden die isolierten Knoten mit Erde bedeckt oder ein Teil des mit der Wurzel im Substrat gelassenen Sprosses wurde umgebogen und dann ebenfalls mit Erde bedeckt.

Beginn der Versuchsserie A 10./3. 1904.

1. An mehreren angewurzelten Sprossen wurde die Vegetationsspitze abgeschnitten, ebenso die Achselsprosse an den 1—3 der Vegetationsspitze folgenden Sproßknoten.
2. Die Vegetationsspitze wurde abgeschnitten, am nächstfolgenden (ersten) Knoten der sehr kleine Achselsproß freigelassen, dagegen am 2. und 3. Knoten abgeschnitten.

3. Die Vegetationsspitze wurde freigelassen, am 1. 2. und 3. Knoten wurde der Achselsproß abgeschnitten.

Schon nach wenigen Tagen konnte man an einigen Knoten die sich entwickelnden akzessorischen Sprosse sehen; am 23./3. erreichten sie eine Länge von 2—5 mm; am 14./4. waren sie 6—12 mm lang und entwickelten sich weiter ganz normal wie gewöhnliche Sprosse.

Aus dieser Versuchsserie ergab sich folgendes:

a) an sämtlichen Knoten, wo der Achselsproß fehlte, bildeten sich akzessorische Sprosse aus;

b) die Ausbildung sämtlicher akzessorischer Sprosse begann am ältesten Knoten, dessen Achselsproß weggeschnitten worden war, und schritt gegen den Scheitel hin; die größten waren also am unteren Knoten, die kleinsten am oberen. An Knoten mit erhalten gebliebenem Achselsproß erfolgte keine Entwicklung der akzessorischen Sprosse;

c) im Versuche 2 nahm, wie man es auch nach den Arbeiten Richters[1]) erwarten konnte, der sich rasch entwickelnde Achselsproß des obersten Knotens die Stelle der fehlenden Vegetationsspitze ein; an seiner Basis bildeten sich die jüngsten akzessorischen Sprosse;

d) an jedem Knoten entwickelten sich stets 2 akzessorische Sprosse I. Ordnung; gewöhnlich waren sie gleich lang; es kam aber auch vor, daß der eine in seinem Wachstum gehemmt wurde, so daß in späteren Stadien die Sprosse ungleiche Länge hatten;

e) das unterste Internodium des akzessorischen Sprosses war stets normal berindet gleich dem Achselsprosse;

f) an stark entwickelten akzessorischen Sprossen konnte man in einigen Fällen schon ziemlich gut entwickelte akzessorische Sprosse II. Ordnung sehen; sie nahmen ihren Ursprung aus dem Basalknoten des akzessorischen Sprosses I. Ordnung und waren ganz normal berindet. Jeder akzessorische Sproß I. Ordnung besaß nur einen einzigen akzessorischen Sproß II. Ordnung und stets an der dem Achselsprosse abgewendeten Seite.

Nach dem, was wir über die Anatomie des akzessorischen Sprosses I. Ordnung kennen gelernt haben, ist es klar, warum der akzessorische Sproß II. Ordnung sich auf der dem Achselsprosse abgewendeten Seite entwickelt hat.

Versuchsserie B. An sämtlichen Knoten wurden die Achselsprosse weggeschnitten.

Es ergab sich dasselbe Resultat wie in der Versuchsserie A. Außer den akzessorischen Sprossen entwickelten sich zahlreiche Rhizoiden aus embryonalen Zellen der Basalknoten der Blätter.

Versuchsserie C. An sämtlichen Sproßknoten wurden die Achselsprosse abpräpariert. Die Versuche ergaben folgendes: die akzessorischen Sprosse entwickelten sich rascher als in den Versuchen A und B; in einigen Fällen waren auch akzessorische Sprosse II. Ordnung zu sehen, und zwar wieder an der dem Achselsprosse abgewendeten Seite. Merkwürdigerweise zeigten die untersten Inter-

[1]) Richter, J., Über Reaktion der Characeen auf äußere Einflüsse. (Flora. Bd. 78. Jahrg. 1894. S. 399—423.)

nodien der akzessorischen Sprosse den Typus der nacktfüßigen Zweige mit allen Übergängen zu fast normal berindeten Sprossen, eine vollständig normale Berindung wurde in keinem Falle gebildet.

Aus den Versuchen A, B und C lassen sich folgende Schlüsse ziehen: die akzessorischen Sprosse verhalten sich gegenüber dem Achselsprosse in ähnlicher Weise wie der letztere sich gegenüber dem Hauptsprosse verhält. Die Amputation des Achselsprosses bewirkt als auslösender Reiz das Weiterwachsen der schon vorhandenen akzessorischen Sprosse, welche nun die Funktion des Achselsprosses übernehmen. Das Fehlen der Vegetationsspitze spielt keine große Rolle, wenn an dem obersten Quirl der Achselsproß gut entwickelt ist. Daß beim 2. Versuch (in A) auch die an der Basis des frei gelassenen Achselsprosses befindlichen akzessorischen Sprosse sich entwickelt haben, kann man leicht verstehen, da der Ersatz des Sproßgipfels durch den kleinen Achselsproß des obersten Knotens erfolgen mußte, was ein starkes Wachstum des ganzen Achselsprosses mit seinem Basalknoten zur Folge hatte; das Wegschaffen der Vegetationsspitze wirkt auf den nur sehr langsam sich entwickelnden Achselsproß in ähnlicher Weise fördernd wie das Aufwachen zum neuen Wachstum im Frühling auf die überwinterten Sproßteile. — Auf die merkwürdige im Versuche C festgestellte Tatsache der Bildung nacktfüßiger Zweige an Stelle der akzessorischen Sprosse wollen wir später zurückkommen.

Die bisher geschilderten Versuche wurden mit jungen, einjährigen Sprossen angestellt. An den Knoten überwinterter Pflänzchen (vorwiegend an den unteren, mit Reservestoffen reichlich erfüllten Knoten) entwickelten sich stets außer dem Achselsprosse auch normal berindete akzessorische Sprosse. An unterirdischen, überwinterten Sproßknoten (unter unterirdischen Sproßknoten verstehen wir solche, die beim Einpflanzen der Sprosse in der Kultur mit Erde bedeckt wurden, also künstlich unter die Erde gelangt sind; es sind dieselben natürlich den Sproßknöllchen nicht gleichwertig), die meist sehr stark angeschwollen waren, entwickelten sich die akzessorischen Sprosse reichlicher als an den oberirdischen; in einem Falle fand ich außer dem normal berindeten Haupt- und Achselsprosse noch 6 weitere normal berindete akzessorische Sprosse.

Das Auftreten normal berindeter akzessorischer Sprosse war an den überwinterten unterirdischen Sproßknoten mindestens so häufig, als das der anormal berindeten. Die normal berindeten akzessorischen Sprosse sind nur an den Sproßknoten, nie aber an den Sproßknöllchen zu finden. An Sproßknöllchen fehlen also typische akzessorische Sprosse stets; diese Abweichung erklärt sich, wenn wir uns des Versuches C erinnern, wo an dem mit Erde bedeckten Knoten die akzessorischen Sprosse zu mehr oder weniger typischen nacktfüßigen Zweigen wurden. An einem intakten typischen Sproßknöllchen ist es oft sehr schwer, über die Anordnung und den morphologischen Wert der Zellen klar zu werden; so kann man auch nicht beurteilen, ob die bei der Keimung sich entwickelnden nacktfüßigen Zweige eigentlich akzessorische Sprosse mit nacktem erstem Internodium sind oder nicht.

Während die typischen akzessorischen Sprosse nur an den Sproßknoten vorkommen, findet man die nacktfüßigen Zweige sowohl an den Sproßknoten als auch an den Sproßknöllchen.

An überwinterten unterirdischen Sproßknoten und Sproßknöllchen entwickeln sich die nacktfüßigen Zweige oft in großer Menge, ohne irgend einen künstlichen Reiz so, daß ein ganzes Büschel von Zweigen sich aus der Erde emporhebt; an unterirdischen Stengelknoten kommen sie oft neben normalen akzessorischen Sprossen vor. An den untersten oberirdischen überwinterten Sproßknoten können sie sich bisweilen ohne irgend welchen künstlichen Reiz entwickeln, kommen aber viel spärlicher als an den unterirdischen Sproßknoten vor. An den jungen einjährigen Knoten habe ich sie nie gesehen. Das Bedecken von jungen Sprossen mit Erde wirkt als Reiz und verursacht die Bildung von nacktfüßigen Zweigen an den Knoten, wie durch zahlreiche Versuche festgestellt werden konnte. Zur Bildung der nacktfüßigen Zweige sind nicht nur die embryonalen Zellen des Basalknotens des Achselsprosses befähigt, sondern auch solche im Basalknoten der Blätter, nämlich die Abkömmlinge der Zelle u_1'. Bisweilen können die nacktfüßigen Zweige auch aus anderen Zellen des Sproßknotens ihren Ursprung nehmen. In einem Falle z. B. entwickelte sich an der Stelle des Achselsprosses ein mächtiger normaler nacktfüßiger Zweig. In dem auf der Tafel II Figur 3 vorgeführten Falle bildete sich der Achselsproß zuerst ganz normal aus. Das unterste Internodium ist normal berindet, ebenso die Blätter des ersten Knotens: das 2. Internodium dagegen ist vollständig nackt, aus seiner Basis und an dem zweiten Knoten sind die Berindungslappen zu freien Schläuchen (Blättern) ausgewachsen; aus der Urzelle des Achselsprosses hat sich ein ganz normaler nacktfüßiger Zweig entwickelt nach Art der von Pringsheim[1]) beschriebenen.

Aus diesen, sowie auch aus den im Versuche C angegebenen Tatsachen geht hervor, daß zwischen den normalen Sprossen und den nacktfüßigen Zweigen sich keine scharfe Grenze ziehen läßt, morphologisch unterscheiden sie sich nicht von einander. Wahrscheinlich sind die nacktfüßigen Zweige nur als Bildungsabweichungen der berindeten Sprosse aufzufassen, an welchen die Berindung eines oder mehrerer Sproßinternodien (vielleicht infolge starker Streckung oder durch das Wachstum im Substrate, Lichtmangel usw.) unterbleibt.

Daß Richter[2]) die akzessorischen Sprosse nicht erwähnt, ist wohl darauf zurückzuführen, daß an isolierten Wirteln oder an ganzen Sprossen, die mit Erde bedeckt werden, die akzessorischen Sprosse sich meistens als nacktfüßige Zweige ausbilden. Die Zahl 2—4 an einem Knoten, die er für die nacktfüßigen Zweige angibt, stimmt mit der Zahl der gewöhnlichen akzessorischen Sprosse am Sproßknoten überein.

Die Zweigvorkeime entstehen viel seltener als die nacktfüßigen Zweige, sowohl an überwinterten ober- als unterirdischen Stengel-

[1]) Pringsheim, N. Gesammelte Abhandl. Bd. II. 1895. S. 253—286.
[2]) Richter, J. l. c.

knoten und Stengelknöllchen. Sie bilden sich entweder autonom, als auch infolge besonderer Reize (vgl. Richter[2])). Im Vergleich mit den nacktfüßigen Zweigen treten sie der Zahl nach, wie Giesenhagen bemerkt hatte und ich bestätigen kann, sehr stark zurück.

An den Wurzelknöllchen konnte ich nie Sproßbildung nachweisen. Analog den Wurzelknöllchen anderer Arten sollten sie ebenfalls Zweigvorkeime liefern. Zahlreiche Versuche haben aber negative Resultate erbracht. Einige Tatsachen lassen mich jedoch vermuten, daß unter besonderen Umständen Zweigvorkeime gebildet werden können. Beim Ausziehen von im Laboratorium kultivierten Sprossen fand ich einige Male auch eine Anzahl von besonderen Sproß- und Wurzelknöllchen; sie waren ganz weiß, sehr groß, nicht selten erreichten sie die Größe von 4 und mehr mm im Durchmesser. Die mikroskopische Untersuchung ergab, daß die Wurzelknöllchen deshalb so groß schienen, weil sie von einem Geflecht von Rhizoiden und ähnlichen Gebilden umhüllt waren. Zuerst glaubte ich, daß die letzteren auch Rhizoiden seien, da sie der Form nach den Rhizoiden sehr ähnlich waren. Das Vorhandensein von typischen Quer- und nicht S Wänden ergab jedoch zweifellos, daß es keine Rhizoiden waren. Sie sind vielmehr mit jungen Vorkeimen zu vergleichen. Da es mir aber nicht gelungen ist, diese Gebilde zur weiteren Entwicklung zu veranlassen, so muß ich die Frage nach ihrer Bedeutung offen lassen.

Fig. 19. A Längsschnitt. B Querschnitt durch ein kleines Wurzelknöllchen.

In B sind zwei „Zweigvorkeime" entstanden, in A ein einziger, der aus einer der 2 oberen primären Zellen des Wurzelknotens sich direkt entwickelt hatte. i_n und i_{n-1} die aufeinanderfolgenden Wurzelzellen (Internodien) nach der Abgliederung der Urzelle des Verzweigungsknotens. Vergr. $^{70}/_1$.

Jene vorkeimartigen Gebilde entstehen nicht nur an mehrzelligen, großen Knöllchen, sondern auch an ganz kleinen (Fig. 19 A und B).

Fig. 12 Taf. II stellt den „Zweigvorkeim" des in der Figur 17 B dargestellten Knöllchens bei stärkerer Vergrößerung dar; man sieht ganz deutlich die typischen Querwände.

Ähnliche Gebilde kommen, wie an dem in Fig. 7 Taf. I dargestellten Querschnitt zu ersehen ist, auch an der Peripherie der Stengelknöllchen vor.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, an dieser Stelle Herrn Professor Dr. A. Ernst, in dessen Laboratorium diese Arbeit ausgeführt worden ist, für seine vortrefflichen Ratschläge meinen besten Dank auszusprechen.

Literaturverzeichnis.

Agardh, C. A., Systema algarum. 1824. S. 130.

Askenasy, E., Über eine neue Methode, um die Verteilung der Wachstumsintensität in wachsenden Teilen zu bestimmen. (Verhand. d. naturhist.-medic. Vereins zu Heidelberg. II. 1880. S. 70—146.)

Braun, A., Übersicht der schweizerischen Characeen. (Neue Denkschriften der schweizer. Gesellschaft für Naturwissenschaften. X. 1849. S. 21.)

—, Characeen. (Cohns Kryptogamenflora von Schlesien. Bd. I. S. 353—411.)

—, Über die Richtungsverhältnisse der Saftströme in den Zellen der Characeen. (Monatsberichte d. k. Akad. d. Wissenschaften in Berlin. 1852. S. 220—268; 1853. S. 45—76.)

Dębski, Br., Beobachtungen über Kernteilung bei Chara fragilis Desv. (Jahrb. f. wissensch. Botanik. Bd. XXX. 1897.)

Ernst, A., Die Stipularblätter von Nitella hyalina [DC.] Ag. (Vierteljahrschrift d. Naturforsch. Gesellsch. in Zürich. Jahrg. XLIX. 1904. Heft 1.)

Giesenhagen, K., Untersuchungen über die Characeen. I. Die Wurzelknöllchen der Characeen. (Flora. Bd. 82. Jahrg. 1896. S. 381—433.) II. Der Bau der Sproßknoten bei den Characeen. (Flora. Bd. 83. 1897. S. 160—202 und Bd. 85. 1898. S. 19—64.)

—, Über innere Vorgänge bei der geotropischen Krümmung der Wurzeln von Chara. (Berichte d. deutsch. botan. Gesellsch. Bd. XIX. Jahrg. 1901. S. 277—285.)

Itzigsohn, H., Charologisches. (Botan. Zeit. 1850. S. 337—340.)

Migula, W., Die Characeen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. (Rabenhorsts Kryptogamenflora. Bd. V. 1897. S. 7.)

Pringsheim, N., Gesammelte Abhandlungen. Bd. II. Jahrg. 1895. S. 243—286.

Richter, J., Über Reaktion der Characeen auf äußere Einflüsse. (Flora. Bd. 78. Jahrg. 1894. S. 399—423.)

Schröder, H., Zur Statolitentheorie des Geotropismus. (Beihefte zum botan. Zentralblatt. Bd. XVI. 1904. S. 269—288.)

Figurenerklärungen zu Tafel II.

Fig. 1. Habitusbild von *Chara delicatula f. bulbillifera A. Braun.* Vergr.: 1 : 1.

Fig. 2. Längsschnitt durch eine Sproßvegetationsspitze von *Chara delic. f. bulbill.* mit den 4 jüngsten Knoten. *v* Scheitelzelle des Sprosses, *i* Internodialzellen.

Erster Sproßknoten: *c* zentrale Restzelle. *u* peripherisches Segment.

Zweiter Sproßknoten: *c, c* zentrale Restzellen. *u* peripherisches Segment; v' Scheitelzelle des Blattes, g' erste Gliederzelle des Blattes.

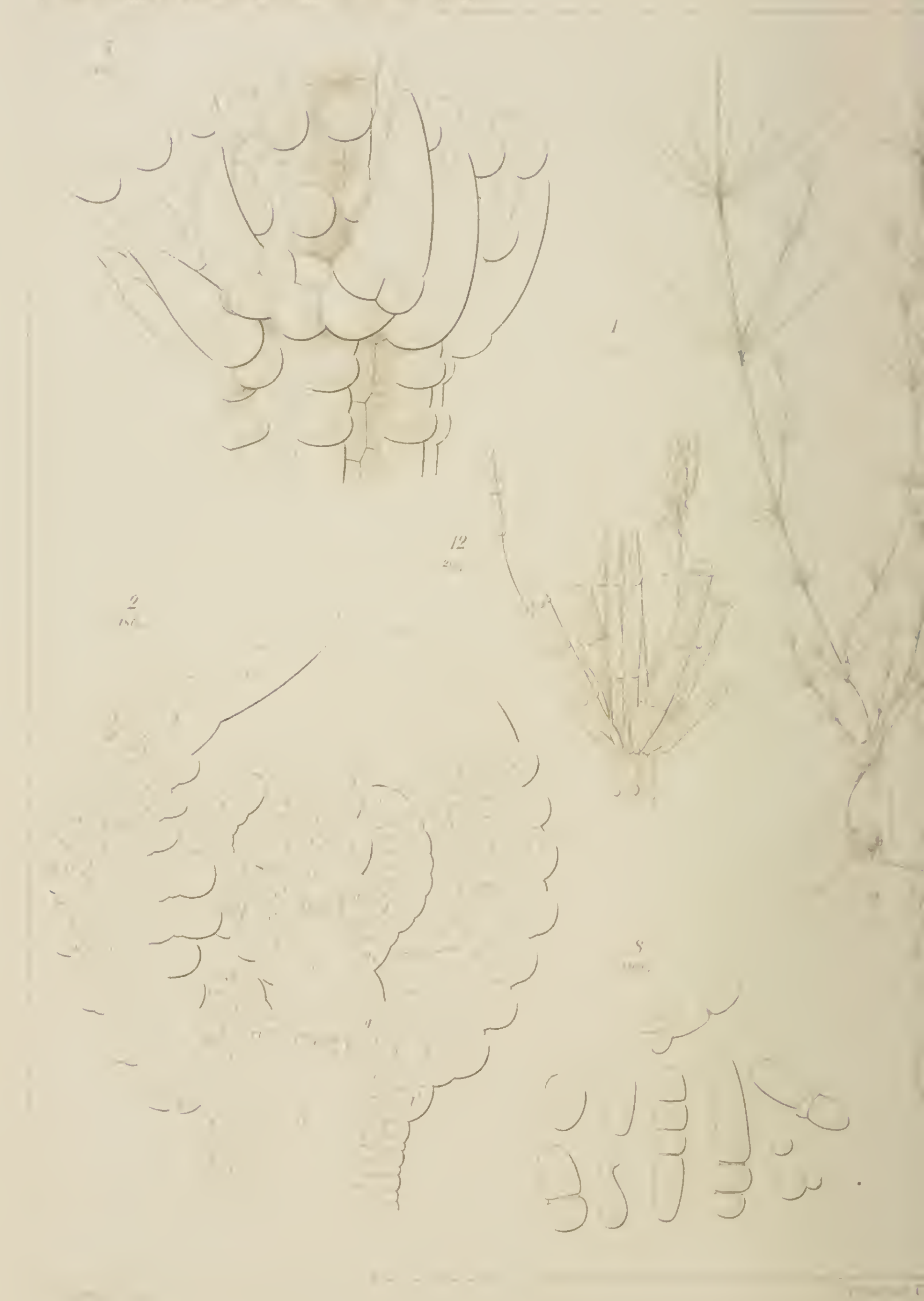
Dritter Sproßknoten: *c, c* zentrale Restzellen. v' Blattscheitelzelle. g' Blattgliederzelle, die sich in k' Blattknotenzelle und i' Blattinternodium teilt. Der Basalknoten des rechten Blattes hat sich schon mehrfach geteilt: u', die Urzelle des oberen Berindungslappens, u'_4 — des unteren. c' zentrale Restzelle des Basalknotens. v'' — die Urzelle des Achselsprosses. i', die erste Internodialzelle des Blattes I.

Vierter Sproßknoten: *c* zentrale Restzelle. v', v' Blattscheitelzellen, g' Blattgliederzelle. Die Blätter sind bereits in Knoten und noch nicht gestreckte Internodien i' gegliedert. Die Blattknoten sind segmentiert (Segm. u'); die Segmente u' haben sich in v'', Scheitelzelle des Blättchens 2. Ordn., u. g'' Gliederzelle desselben geteilt; die Gliederzellen g'' haben sich in k'' u. i'' geteilt; die Basalknoten k'' der Blättchen 2. Ordn. bilden schon durch Segmentierung die Urzellen u'' der Blattberindung.

Die Sproßberindung zeigt eine Gliederung in Internodien i'' und Knoten, welche schon segmentiert sind: u'' das vordere Segment, c'' die Restzelle.

Stipularblätter: v'' Scheitelzelle des oberen, u'' des unteren Stipularblattes, c'' die Restzelle.

Achselsproß: v'' die Scheitelzelle, die erste Gliederzelle hat sich schon in Knoten und Internodium i'' geteilt. An dem Basalknoten des Achsel-


5
2
12
1
8


6
4
7
5
10
9
11

sprosses ist schon eine Teilung zu sehen: *u''*, eine der 4 peripheren Zellen des Basalknotens, *c''r* die rechte Zentralzelle. *i'*, das erste Internodium des Blattes I. Vergr.: 180 : 1.

Fig. 3, 4, 5 u. 6. Verschiedene Ausbildungsformen der Stipularblätter bei *Chara delicatula f. verrucosa.*

Fig. 3. Das rechte Stipularblatt des mittleren Blattes besitzt einen Blattknoten, das linke Anlagen zur Berindung. Vergr.: 260 : 1.

Fig. 4. 3 Stipularblätter besitzen deutlich ausgebildete Blattknoten. Bei einem Stipularblatt hat sich das erste Internodium des Stipularblattes gestreckt. Bei einem Blattknoten des Stipularblattes sieht man deutlich die Gliederung in 4 periphere Segmente und eine zentrale Zelle. Vergr.: 40 : 1.

Fig. 5. Ein Stipularblatt ist berindet, ein anderes in Internodium, Blattknoten und eine Endzelle gegliedert. Vergr.: 40 : 1.

Fig. 6. An dem mittleren Blatte hat sich die rechte Urstipularzelle normal, die linke dagegen zu einem Berindungslappen entwickelt; das rechte obere Stipularblatt des linken primären Blattes zeigt eine gabelige Verzweigung. Vergr.: 25 : 1.

Fig. 7. Querschnitt eines Sproßknöllchens. An der Peripherie sieht man zahlreiche, quergeteilte Schläuche, vermutlich Zweigvorkeime. Vergr.: 40 : 1.

Fig. 8. 9. 10 u. 11. Stärkekörner aus den Rhizoiden von *Ch. delicat. f. bulb.* In 11 desgl. nach Behandlung mit Chloralhydrat. Vergr. 8. 9 u. 11: 1300 : 1. Vergr. 10: 260 : 1.

Fig. 12. Ein unterirdischer Sproßknoten von *Ch. delicatula f. bulbillifera* mit einem nacktfüßigen Zweige und einem Zweigvorkeime. Vergr.: 20 : 1.

Figurenerklärungen zu Tafel III.

Fig. 1. Längsschnitt durch ein kleines Stengelknöllchen. *v'* Scheitelzelle des Blattes, darunter der Basalknoten; *i'* das erste Blattinternodium. *i, i* die Sproßinternodien, das obere noch berindet; zwischen den Sproßinternodien liegen die zentralen Restzellen des Sproßknotens. Vergr.: 36 : 1.

Fig. 2. Keimendes Sproßknöllchen. 4 nacktfüßige Zweige auf verschiedenen Stadien der Entwicklung, ein Vorkeim *z* und zahlreiche Rhizoiden. Vergr.: 7 : 1.

Fig. 3. Längsschnitt durch ein Sproßknöllchen. Alle Zellen mit Ausnahme der beiden Sproßinternodien *i*, der zentralen Restzellen des Sproßknotens und der embryonalen Zellen sind mit Stärke gefüllt. Vergr.: 36 : 1.

Fig. 4. Sproßknöllchen mit gut ausgebildetem Stipularkranz; die großen Zellen *v'* sind die Blattscheitelzellen, die kleinen größtenteils Abkömmlinge der Basalknotenzellen. Vergr.: 30 : 1.

Fig. 5. Längsschnitt durch ein Sproßknöllchen. *i* Sproßinternodien, *i'* die untersten Blattinternodien. Vergr.: 50 : 1.

Fig. 6 u. 7. Rhizoiden mit jungen Verzweigungsknoten. Die Zellen derselben wachsen zu Rhizoiden aus. Vergr.: 150 : 1.

Fig. 8. Ein kleines Wurzelknöllchen, das sich aus den oberen Zellen des Verzweigungsknotens entwickelt hat. Eine der beiden unteren Zellen des Verzweigungsknotens wächst zu einem Rhizoid aus. Vergr.: 150 : 1.

Fig. 9 u. 10. Kleine Wurzelknöllchen. Vergr. 9: 130 : 1. Vergr. 10: 62 : 1.

Fig. 11. Ein keimendes Wurzelknöllchen. An einigen Stellen sieht man neben den typischen Rhizoiden die mit Querwänden versehenen Schläuche (vermutlich Zweigvorkeime). Vergr.: 25 : 1.

Fig. 12. Zweigvorkeime eines kleinen Wurzelknöllchens. Vergr.: 230 : 1.

Fig. 13. Ein abnorm sich entwickelnder Achselsproß. Das erste, dritte und die weiteren Internodien sind normal berindet, das zweite dagegen ist nackt; *b* die frei wachsenden Berindungsschläuche; der unterste Achselsproß *a* des abnormen Sprosses ist typisch nacktfüßig; *z* Zweigvorkeim. Vergrößerung: 25 : 1.

10
62/1

4
50/1

6
150/1

7
50/1

9
150/1

8
150/1

5
50/1



nrich



Beihefte

zum

Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Prof. Dr. O. Uhlworm und **Prof. Dr. F. G. Kohl**

in Berlin in Marburg.

Band XX.

Erste Abteilung:

Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Heft 2.

1906

Verlag von C. Heinrich

Dresden-N.

Inhalt.

Seite

Die Beiträge erscheinen in zwanglosen Heften im Umfange von ca. 35 Druckbogen für jeden Band. Preis des Bandes **M. 16.—**

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen oder direkt vom Verlage C. Heinrich, Dresden-N.

Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Antipoden.

Von

Harald Axel Huss

aus Umeå, Schweden.

Mit Tafel IV bis IX und 15 Abbildungen im Text.

I. Einleitung.

Die Embryologie der Phanerogamen ist in den letzten Jahrzehnten von vielen Forschern studiert und teilweise, wenigstens in ihren äußeren Zügen, zum Abschluß gebracht worden. Die grundlegenden Untersuchungen in diesem Gebiete von Hofmeister wurden weiter ausgebaut durch solche Forscher wie z. B. Guignard, Hegelmaier, Strasburger u. A. Der Vorgang bei der Befruchtung, die Entstehung des Endosperms usw. wurden seitens verschiedener Botaniker klargelegt.

In den meisten von diesen und anderen, älteren und jüngeren Arbeiten, welche die Morphologie und Physiologie des Embryosackes der Angiospermen behandeln, finden auch die dem vegetativen Prothallium der niederen Pflanzen homologen Zellbildungen, die Antipoden, Erörterung. Sie werden entweder aus rein morphologischem Gesichtspunkte betrachtet oder es wird die Physiologie derselben mit oder ohne Berücksichtigung ihrer Morphologie diskutiert. Es haben sich mit den Antipoden Hegelmaier, Hofmeister, Strasburger und in neuester Zeit Goldflus, Ikeda, Lötscher, Osterwalder, Westermaier u. A. beschäftigt.

Besonders im letzten Jahrzehnte haben die Antipoden ein großes Interesse auf sich zu lenken vermocht, und zwar ist dieses Interesse besonders durch die Arbeiten von Westermaier angeregt worden. Westermaier stellte eine Theorie über die ernährungsphysiologische Rolle der Antipoden auf, die von den meisten Botanikern, die sich mit der Frage beschäftigten, angenommen wurde. Wenn auch die neueren Arbeiten auf diesem Gebiete auf Anregung Westermaiers hin entstanden sind, so läßt sich doch die ernährungsphysiologische Theorie der Antipoden, wie ich im historischen Teil zeigen will, auf Hofmeister zurückführen. In den letzten Jahren wurde die ernährungsphysiologische Funktion der Antipoden besonders eingehend von Goldflus, Ikeda, Lötscher und Osterwalder behandelt.

In der vorliegenden Arbeit will ich, gestützt auf eigene Untersuchungen an zahlreichen Vertretern der Familien *Ranunculaceae*, *Berberidaceae* und *Papaveraceae*, versuchen, die Morphologie der Antipoden, wie auch ihre Bedeutung von physiologischem Gesichtspunkte aus unter Berücksichtigung der einschlägigen Literatur klarzulegen. Die Arbeit gliedert sich demgemäß in vier Teile. Der erste Teil behandelt Historisches, der zweite Teil die eigenen Untersuchungen über Entwicklung und Gestaltung der Antipoden, der dritte Teil enthält die Ergebnisse der mikrochemischen Untersuchung der Antipoden und der zu ihnen in Beziehung stehenden Gewebe und Inhaltsstoffe. Im vierten Teil schließlich will ich versuchen, die Ergebnisse der früheren Arbeiten auf demselben Gebiete mit denjenigen der eigenen zu vergleichen, um festzustellen, welche physiologische Bedeutung den Antipoden auf Grund der morphologischen und mikrochemischen Untersuchung (an eine experimentelle Behandlung der Frage ist zur Zeit wohl noch nicht zu denken) zugeschrieben werden kann. Als Schluß bringe ich eine kurze Zusammenfassung der wesentlichsten Ergebnisse der Arbeit.

Der historische Teil der vorliegenden Studie, in welcher ich die mir bekannte, die Antipoden behandelnde Literatur so vollständig wie möglich referieren will, gliedert sich wieder in drei Teile. Im ersten sollen die bisherigen morphologischen Ergebnisse kurz zusammengefaßt werden, der zweite bespricht die Ansichten über die Bedeutung der Antipoden, die sich aus der Phylogenie der Angiospermen ergibt und im dritten Teil werden diejenigen Arbeiten besprochen, welche für eine ernährungsphysiologische Funktion der Antipoden eintreten, dieselben als für die Entwicklung des Embryosackes ernährungsphysiologisch wichtige Organe betrachten.

II. Historischer Teil.

A. Morphologisches.

Die erste Arbeit, in welcher die Antipoden Erwähnung finden, datiert vom Jahre 1849 und hat als Verfasser Hofmeister (39). Der Autor erwähnt die Gebilde aber nur als „am Chalazaende entstandene, durch ihre beträchtliche Größe oft sehr ausgezeichnete Zellen“; irgend welchen Namen besitzen sie noch nicht. Dies ist aber der Fall in einer späteren Arbeit von Hofmeister — im Jahre 1858 —, wo er die Zellen als „Gegenfüßlerinnen der Keimbläschen“ bezeichnet (40). Die Bezeichnung „Antipoden“ bringt Hofmeister erst in seiner 1859 erschienenen Arbeit über die Embryobildung der Phanerogamen (41). Hier beschreibt er die Antipoden von *Asarum*, *Viscum* u. a. Gattungen. In vielen später erschienenen embryologischen Arbeiten findet man Angaben über die „Gegenfüßler“, „Gegenfüßlerinnen“ oder „Antipoden“, wie z. B. bei Schacht 1860 (73), Vesque 1878 (91),

Strasburger 1878 (80), Hegelmaier 1878 (35). Die Verfasser der neueren Zeit benennen die in Frage stehenden Zellen in den meisten Fällen als „Antipoden". Westermaier ist zwar der Ansicht (97, S. 26), die Bezeichnung „Antipoden" sei „nur mehr historisch berechtigt" „Da dieselbe," sagt er, „für eine nicht geringe Anzahl von Fällen (Teil der *Gramineen*, *Nigella*) unzutreffend ist, so wird früher oder später dieser Name vielleicht ganz aufgegeben werden". Lötscher (55, S. 5), ein Schüler Westermaiers, ist dagegen der Meinung, „daß dieser Name nicht bloß historisch, sondern auch sachlich begründet ist", da die Antipoden „in ihrer Entwicklungsgeschichte und in ihrem vegetativen Verhalten allgemein eine dem Eiapparat entgegengesetzte Polarität zeigen". Meines Erachtens ist die übliche Benennung „Antipoden" sowohl von morphologischen als auch von physiologischen Gesichtspunkten aus zu rechtfertigen. Wenn indessen nach und nach die einheitliche Benennung für entwicklungsgeschichtlich gleichwertige, homologe Organe durchgeführt und anerkannt werden wird, so muß wohl auch die Bezeichnung „Antipoden" einer anderen, welche die Bedeutung dieses kleinen Zellkomplexes in der Phylogenie charakterisiert, weichen.

Wie der Name andeutet, nehmen die Antipoden im allgemeinen gegenüber dem scheitelständigen Eiapparat eine basale Lage im Embryosack ein. Von den am Chalazaende des Embryosackes entstehenden Descendenten des primären Embryosackkerns werden im allgemeinen drei zu den Kernen der Antipodenzellen. Diese nehmen in ihrem Jugendstadium eine je nach der Form des Embryosackes mehr oder weniger bestimmte Gestalt an. Bei einzelnen Monocotylen- und Dicotylen-Gattungen findet aber früher oder später während des weiteren Wachstums des Embryosackes eine mehr oder weniger auffallende Verlagerung der Antipoden statt. Hegelmaier (34) berichtet über seitliche Verlagerung der Antipoden bei *Mirabilis Jalapa*, und Westermaier (97), der die Entwicklung der Antipoden bei *Nigella*-Arten (S. 5) verfolgte, hat dieselbe Beobachtung bezüglich dieser Gattung gemacht. Bei *Briza*, *Hordeum*, *Secale* u. a. Gramineen beschreibt der letztgenannte Autor (97, S. 17) seitlich gelagerte Antipoden. Der betreffende Zellenkomplex von *Avena sativa* erfährt nach Tannert (86) „eine Verschiebung derart, daß er seitenständig wird". Ein analoges Verhalten der Antipodengruppe finden wir bei *Avena fatua*, deren Entwicklungsgeschichte Cannon (10) studiert hat. Auch Coulter (15, S. 80) konstatiert "lateral position of the antipodals" und zwar bei *Ranunculus septentrionalis*. In keinem Falle aber besitzen die Antipoden, soweit ich die einschlägige Literatur überblicke, von Anfang an eine seitliche Lage, sondern kommen erst sekundär, infolge besonderer Wachstumsverhältnisse des Embryosackes, in eine ihrer Bezeichnung nicht mehr entsprechende Stellung.

Die gegenseitige Lage der Antipoden ist verschieden, im allgemeinen aber für jede Gattung konstant. Entweder sitzen sie alle nebeneinander an der Basis des Embryosackes, in welchem Falle der Embryosack oft ein basal verbreitertes Ende besitzt, wie

z. B. bei zahlreichen *Ranunculaceen* (97, 62) oder sie bilden eine Reihe über einander gelagerter, von der schmalen, röhren- oder trichterförmigen Basis des Embryosackes wenigstens teilweise umschlossener Zellen. Das letztere ist der Fall bei *Mimosaceae* (25), wo von den drei Antipoden eine basal gelegen ist, die anderen zwei dagegen über dieser gelagert sind. Auch die Compositen, z. B. *Tussilago* (27), *Senecio* (61), *Silphium* (59), besitzen über einander gelagerte Antipoden. Benson (4) beschreibt in ihrer Arbeit über die Amentiferen die Antipoden von *Castanea* als eine aus sechs Zellen bestehende lange Reihe, die in dem sehr engen Ende des Embryosackes liegen. Bei *Lilaea subulata* hat Campbell (6, S. 16) eine obere, teilweise frei in den Embryosack hineinragende und zwei basale Antipoden gefunden. Auch Vesque (91) gibt für *Clematis vitalba* zwei obere und eine basal gelegene Antipode an; es beruht aber diese Angabe wahrscheinlich auf unrichtiger Beobachtung (siehe S. 121).

Findet man in der Literatur eine gewisse Übereinstimmung bezüglich der Lagerung der Antipoden im Embryosack, so kann dies nicht behauptet werden, wenn wir die Angaben über die Zahl der Antipoden bei den verschiedenen Pflanzen vergleichen. Daß die Zahl der Antipoden sehr wechselnd ist, ist ja sehr interessant und schon an sich ein Beweis dafür, daß der Antipodenkomplex, infolge der sehr verschiedenen Ausbildung innerhalb der Angiospermen, auch nicht in allen Fällen dieselbe physiologische Bedeutung innerhalb des Embryosackes zu haben braucht. Besonders auffallend ist aber, daß die Antipodenzahl bei den Gattungen derselben Familie, ja innerhalb der Arten derselben Gattung schwankt. Allerdings stimmen die Angaben verschiedener Autoren über dieselbe Pflanze nicht immer überein, sondern gehen oft weit auseinander. So gibt z. B. Treub (90, S. 185) an, daß Antipoden bei *Casuarina* vollständig fehlen („jamais il ne se forme d'antipodes dans les Casuarina"), während Frye (22, S. 106) „normally" drei Antipoden gefunden hat. Weitere Angaben über das vollständige Fehlen der Antipoden finden sich bei Hall (31) und Murbeck (63). Bei der von Hall untersuchten Pflanze, *Limnocharis emarginata*, bleibt der untere von den beiden ersten Embryosackkernen ungeteilt. Hall beschreibt den Vorgang der Embryosackentwicklung (S. 215) folgendermaßen: „After the first division of the megaspore nucleus the two daughter nuclei migrate to each end of the sac. The one that goes to the micropylar end passes trough the usual divisions to form the egg-apparatus and upper polar nucleus; while the one that goes to the antipodal end remains undivided." Nach Murbeck fehlen Antipoden immer bei *Alchemilla*-Arten, die sich parthenogenetisch fortpflanzen. Ein ähnliches Verhalten wie *Limnocharis* zeigt *Helosis guayanensis*, bei welcher Chodat und Bernhard (13) festgestellt haben, daß derjenige Kern im Embryosack, welcher bei anderen Pflanzen die drei Antipoden und den unteren Polkern bildet, hier anstatt sich zu teilen für gewöhnlich frühzeitig degeneriert. Hofmeister (41) sagt über die Antipoden von *Viscum album*: „Die Zahl ihrer Antipoden schwankt zwischen ein und zwei. Nicht

selten fehlen sie völlig.“ Bezüglich der Antipoden von *Quercus* drückt sich Conrad (14) sehr vorsichtig aus; er schreibt (S. 414): „the presence of the antipodals was usually a motter of doubt.“ Über die Zahl der fraglichen Zellen bei der Gattung *Taraxacum* liegen mehrere Mitteilungen vor, die recht verschieden sind. Hegelmaier (33) gibt die Zahl zu vier bis fünf an, Schwere (78) fand die Normalzahl drei, Coulter und Chamberlain (16) wiederum führen an, es seien in ihrem Laboratorium in Chicago bei *Taraxacum* oft mehr als drei Antipoden beobachtet worden. Auch aus anderen Angaben geht hervor, daß offenbar die Zahl der Antipoden bei den Compositen kolossal schwankt. So werden angegeben für *Conyza* (27) acht bis zehn, *Tussilago* (27) vier, *Senecio* (61) zwei bis sechs, *Aster novae-angliae* (11) drei bis dreizehn und *Silphium* (59) „generally“ drei. Einmal fand Merrell (59) bei *Silphium* sieben Antipoden, „containing eight nuclei, with indications of amitotic division“. Ebenso schwankend scheint die Zahl der Antipoden bei *Castanea* (4), *Lysichiton* (8) und *Triglochin* (37) zu sein. Die erste besitzt sechs bis mehrere, *Lysichiton* acht oder auch eine größere Anzahl und *Triglochin* drei bis vierzehn Antipoden. Bei den *Ranunculaceen* und *Papaveraceen* wird die Anzahl der Antipoden in der Literatur meistens zu drei angegeben. Einige Ausnahmen seien hier erwähnt. Vesque (91), welcher den Embryosack von *Helleborus foetidus* beschreibt, hat in demselben nur zwei Antipoden gesehen, die, wie er sagt, wahrscheinlich durch Teilung einer einzigen Zelle hervorgegangen sind („procédant vraisemblement d’une seule cellule“). Ausnahmsweise fand Fischer (21) bei *Delphinium villosum* zwei Antipodenzellen; sonst sind bei dieser Pflanze „die sehr großen Gegenfüßlerinnen in Dreizahl vorhanden“. Bei den bis jetzt erwähnten Pflanzen bilden die Antipoden nur relativ kleine Komplexe aus wenigen Zellen, die gewöhnlich in die mehr oder weniger verjüngte Basis des Embryosackes eingepaßt sind. Eine weitaus stärkere Vermehrungsfähigkeit zeigen sie bei den Gramineen (41, 97, 10, 28), wo ein größerer Gewebekörper aus 12—36 oder mehr Antipoden gebildet wird. Ein ähnliches Verhalten finden wir bei *Sparganium* (9), welches, soweit bis jetzt bekannt ist, die höchste Anzahl aufweist; das Antipodengewebe besteht hier aus 100—150 Zellen. Auch die Araceen (9) zeichnen sich durch die hohe Zahl ihrer Antipoden aus; ein Komplex aus „not lass than a dozen antipodals“ bilden bei *Aglaonema* ein Gewebe, das in derselben Weise entsteht wie die Antipoden von *Sparganium*.

Bezüglich der Zahl der Antipoden und überhaupt des Vorkommens derselben dürften wohl hie und da in den Angaben der Literatur auch Verwechselungen mit anderen dem Embryosack nicht angehörenden Zellen stattfinden. Ein Beispiel hierfür liefert die Arbeit von Westermaier (98) über *Forsythia* und andere Oleaceen, wo der Verf. den jungen unentwickelten Nucellus, der hier frühzeitig von einem großen, dicken Integument umschlossen ist, als „Antipodenkörper“ ansah. Westermaier veröffentlichte allerdings später eine Berichtigung (99), der Fall mahnt aber zu Vorsicht bei der Deutung fraglicher Zellbildungen. Auch Lötscher (55) ist

im Irrtum, wenn er bei *Torenia* von einer einzigen Antipode spricht. Wie Ed. Schmid (76) in seiner im Zürcherlaboratorium ausgeführten Arbeit über Scrophulariaceen darlegen will, hat Lötscher das junge Chalazahaustorium für eine Antipode gehalten.

Die Form der Antipodenzellen ist weit mannigfaltiger als dies der Fall bei den Zellen des Eiapparates ist. Sie wird oft durch die Gestalt der Embryosackbasis beeinflußt oder bestimmt. Entweder, und dies scheint das gewöhnliche zu sein bei Pflanzen, wo die Antipoden von kurzer Lebensdauer sind, füllt die Antipodengruppe vollständig oder teilweise die mehr oder weniger breite oder röhrenförmige Basis des Embryosackes aus, oder sie verharrt nur in ihrer ersten Entwicklungsperiode auf diesem Formstadium. Mit zunehmendem Alter bildet sie einen mehr oder weniger von dem in der Basis des Sackes steckenden Teil abgesetzten, blasigen „Kopf". Eine bestimmte Form geht den Antipoden bei denjenigen Pflanzen ab, wo sie von sehr geringer Lebensfähigkeit sind, wie z. B. bei den Scrophulariaceen (3). Langgestreckte Antipoden kommen bei *Caltha* (87) vor, „pear-shaped cells", wie E. Thomas sagt. Hofmeister (41) beschreibt die Antipoden bei *Asarum europaeum* als sehr groß und in die Länge gestreckt. Dieselbe Gestaltung zeigen die Antipoden bei *Jeffersonia* (1), wo sie halb so lang wie der Embryosack sind. Bei den Rubiaceen *Vaillantia* und *Galium* (54) erscheint die unterste Antipode als eine Zelle von sehr langgestreckter Gestalt. Die beiden anderen oberhalb dieser liegenden Antipoden sind von wechselnder Form und bilden runde oder eckige Blasen. Birn- oder zylinderförmige Antipoden kommen bei *Zostera* (71) vor. Blasiges Aussehen besitzen sie bei *Helleborus* (91). Im allgemeinen kann man wohl sagen, daß die Form der Antipoden bei ein und derselben Gattung ziemlich konstant ist. Ausnahmen kommen allerdings vor; ja sogar innerhalb ein und derselben Art kommen etwa beträchtliche Form- und Größenschwankungen vor. Beispiele hierfür werde ich bei der Besprechung der eigenen Untersuchungen anführen.

Wenn wir uns über die Größe der Antipoden in der Literatur erkundigen wollen, finden wir meistens nur Angaben wie „klein", „ziemlich groß", „sehr hervorragend" usw. Die absolute Größe ist bis jetzt nicht bestimmt worden. Meistens ist es schwer, aus den Abbildungen einer Arbeit sich auch ein Urteil über die relative Größe zu verschaffen, da die Zeichnungen aufeinander folgender Entwicklungsstadien oft bei verschiedener Vergrößerung gemacht werden. Wenn auch die Lebensdauer der Antipoden bei vielen Pflanzen eine sehr kurze ist, wird sich wohl doch auch in diesen Fällen immer ein Wachstum bemerkbar machen, wenn auch nicht in dem Maße wie bei den Gattungen *Fumaria* (32), *Eranthis* (91), *Delphinium* (80) u. a. Ranunculaceen. Auch Ikeda (46) berichtet über die in älteren Stadien sehr großen Antipoden bei *Tricyrtis*. Durch experimentelle Versuche hat Shibata (79) festgestellt, daß die Antipoden bei *Monotropa* an Größe riesig zunehmen, wenn die Befruchtung verhindert wird. In befruchteten Embryosäcken bleiben

die Antipoden sehr klein und „gehen stets ohne jede weitere Ver-Veränderung allmählich zu Grunde“ (S. 709).

Das Größenverhältnis der Antipoden in ein und demselben Embryosack braucht nicht immer wie 1 : 1 zu sein. Bei *Vaillantia* und *Galium* (54) ist speziell die unterste Antipode sehr groß und lang, während die anderen zwei eine geringe Größe besitzen. Eine ähnliche, stärkere Entwicklung der untersten Antipode finden wir bei vielen anderen Pflanzen, bei Vertretern der Compositen (16), bei *Castanea* (1) u. a. Bei *Aster* (11) ist diese unterste Antipode sehr groß und blasenförmig erweitert. *Cacalia* (24) besitzt eine unterste Antipode, die oft viel größer ist als die anderen zwei, und die, wie Goldflus sich ausdrückt, „s'allonge en un tube“. Auch *Nicotiana* (29) besitzt Antipoden von verschiedener Größe.

Je eingehender das Studium der Antipoden mit der Zeit wurde, desto mehr Aufmerksamkeit zogen speziell die Kerne derselben auf sich. Nicht selten stehen sie im Vordergrund der Betrachtung und zwar insbesondere in denjenigen Arbeiten, welche eine Feststellung der physiologischen Bedeutung der Antipoden als Ziel hatten. Die Antipoden sind gewöhnlich einkernig. Zwei- und mehrkernige Zellen kommen aber doch bei einer nicht geringen Zahl von Pflanzen vor. Bekannt für ihre mehrkernigen Antipoden sind besonders die Vertreter der Ranunculaceen, welche schon von verschiedenen Forschern mehr oder weniger eingehend beschrieben worden sind. *Clematis* ist von Vesque (91) und Guignard (27) untersucht worden. Beide fanden mehrkernige Antipoden. (Der erstere vergleicht das Vierkernstadium der Zellen mit der Tetradenbildung bei den Pollenkörnern.) Guignard hat bei *Clematis* nur zweikernige Antipoden gesehen. In seiner embryologischen Arbeit über die Ranunculaceen beschreibt Mottier (62) mehrkernige Antipoden bei *Anemone*, *Anemonella*, *Aquilegia* und *Caltha*. Er hat bei *Anemone Hepatica* 10—12 Kerne beobachtet. Auch die Compositen besitzen hier und da mehrkernige Antipoden. So z. B. *Aster*, bei welchem Opperman (65) nur in einzelnen Fällen einkernige Zellen antraf, dagegen oft solche mit vielen Kernen. In Fig. 14 und 15 ihrer Arbeit zeigt uns die Verf. zwei Antipoden, von welchen die eine 14 verschieden große, die andere 19 kleinere Kerne enthält. Guignard (28) fand bei *Zea Mays* eine größere Anzahl mehrkernige Antipoden in der sehr engen Basis des Embryosackes. Derselbe Autor (27) beobachtete oft zwei Kerne in den hervorragenden Antipoden von *Cornucopiae*. Johnson (47) gibt die Zahl der Antipoden für *Heckeria* als drei — sechs — acht an: nach den Zeichnungen zu urteilen handelt es sich um mehrkernige Zellen, da nicht alle Kerne durch Wände getrennt sind. Schließlich verzeichne ich *Castanea vulgaris* als Beispiel für mehrkernige Antipoden. Benson hat hier in der großen untersten Zelle der Antipodengruppe mehrere Kerne gefunden (4).

In nicht wenigen Fällen finden wir Antipodenkerne, die besonders durch ihre Größe auffallen. Entweder besitzen dann alle Antipoden ein und desselben Embryosackes große Kerne oder es sind nur eine oder einige der Zellen hierdurch ausgezeichnet.

Als Beispiel für den erstgenannten Fall nenne ich die von Campbell (8) untersuchte *Lysichiton*; Fig. 17 seiner Arbeit zeigt Antipoden, deren Kerne ein Drittel bis zur Hälfte des Zellvolumens einnehmen. Von den oft erwähnten Compositen kann ich hier als Beispiel mit großkernigen Antipoden *Aster* (65) anführen. Die unterste Zelle der Antipodenreihe enthält hier den größten Kern. Auch die von Goldflus (24) studierte *Centaurea* wäre hier zu erwähnen. Unter den Ranunculaceen haben nach den Angaben der Literatur sehr große Kerne: *Eranthis* (34), *Aconitum* (66) und *Nigella* (97).

Die Nucleolen der Antipodenkerne finden im allgemeinen wenig Erwähnung, wenigstens für diejenigen Fälle, in denen sie nur in Einzahl vorhanden sind. Mehrnucleolige Antipodenkerne sind von Guignard (26, 27) und Mottier (62) bei verschiedenen *Hepatica*-Arten beobachtet worden.

Was die Entstehung der mehrkernigen Antipoden betrifft, wechseln die Meinungen sehr. Nur darin stimmen die Angaben überein, daß die Mehrkernigkeit erst nach der Bildung der Zellen aus dem einkernigen Stadium hervorgeht. Ursprünglich zwei- oder mehrkernige Antipoden sind noch bei keiner Pflanze bezeugt worden. Das mehrkernige Stadium der Antipoden geht stets aus dem einkernigen hervor, indem der Kern sich ohne nachfolgende Membranbildung teilt. Der Teilungsvorgang der Kerne findet nach den vorliegenden Angaben bald durch Fragmentation, bald durch Mitose statt. Belege hierfür durch Zeichnungen habe ich wenige gefunden. Nur in einzelnen Fällen, speziell in den später zu besprechenden Arbeiten über die *Ranunculaceae*, sind Zeichnungen beigegeben, die sofort klar machen, ob die Teilung auf die eine oder die andere Weise stattfindet. Ich will schon an dieser Stelle einen interessanten Fall erwähnen, der im folgenden Teil meiner Arbeit nicht besprochen wird. Die Antipodenkerne von *Stockhousia* teilen sich nach den Angaben Billings (5) durch Fragmentation. Es ist aber zu bemerken, daß die Antipodenkerne bei dieser Pflanze nur durch eine einzige Wand vom übrigen Embryosack getrennt sind. Ob die Zellwand vor oder nach den Teilungen angelegt wird, ist aus der genannten Arbeit nicht zu ersehen. Billings schreibt S. 274, nachdem er konstatiert hat, daß 8—10—15 Antipodenkerne entstehen: „das Ganze ist von einer Zellwand umschlossen". Die Vermehrung der freien Antipodenkerne bei der Bildung einer größeren Anzahl von Antipoden geschieht auch durch beide Teilungsmodi. In seiner Arbeit über *Lysichiton* (8) hält Campbell die Teilung der Antipodenkerne für karyokinetisch. Sicher ist er aber nicht, denn er sagt S. 161: „Whether fragmentation occurs as in the large multinucleate antipodals cells of some Ranunculaceae is doubtful, but there is a little question, that the early divisions are karyokinetic, and each division is followed by the formation of a division-wall". S. 163 sagt er aber in der Zusammenfassung seiner Arbeit: „There is no evidence, that the nuclei of the antipodal cells divide otherwise, than by karyokinesis". Ebenso unsicher

spricht sich Merrel (59) bezüglich der Kernteilungen in den Antipoden von *Silphium* aus. Er fand, wie ich schon im Vorhergehenden erwähnte, sieben Antipoden mit zusammen acht Kernen, welche „indications of amitotic division" zeigten. Die Teilungen der Antipodenkerne nach erfolgter Wandbildung bei den Juncaceen, die Laurent (52) beschreibt, sind wahrscheinlich als senile Teilungen, als Degenerationserscheinungen aufzufassen. Als solche sind wohl auch die Fragmentationsteilungen der freien Antipodenkerne bei *Tulipa Gesneriana*, wie sie Ernst (20) beobachtet hat, zu deuten.

Erst die in den letzten Jahren erschienene Literatur beschäftigt sich auch mit der Frage nach der chemischen Beschaffenheit der Antipodenmembranen. In den meisten früheren Untersuchungen sind keine Reaktionen gemacht worden, um auf mikrochemischem Wege sich Klarheit zu verschaffen, ob die Antipoden und die Zellen des Eiapparates nackte Zellen, Primordialzellen, oder mit Membran versehene Zellbildungen sind. Die ersten Angaben bezüglich der Membran der Antipoden finden wir bei Schacht (73); er beschreibt die „Gegenfüßler" als mit „fester" Membran versehene Zellen. Über die Membranen der Antipoden von *Crocus*, *Leucojum*, *Triticum* und den Ranunculaceen äußert sich Hofmeister (42 S. 114) folgendermaßen: „.... feste, elastische und ziemlich dicke Membranen." Ebenso unsicher beschreibt Coulter (15) die Antipoden der Ranunculaceen. Sie besitzen „distinct walls", sagt der Verfasser. Nach Hegelmaier (32) verdicken sich die Membranen der Antipoden der Ranunculaceen während der Entwicklungsperiode der Zellen und zwar „unter Annahme eines lichtbrechenden, dem mancher quellender Membranen ähnlichen Aussehens". Bei der Gattung *Daphne* entsteht nach Prohaska (69) „im unteren Ende des Embryosackes eine aus mehr als drei Zellen bestehende Gruppe kleiner membranloser, als Antipoden zu deutender Zellen". Die Antipoden von *Heckeria* (47) umgeben sich erst mit Membranen, nachdem die Eizelle und Synergiden schon Membranen gebildet haben. *Caltha* besitzt nach Hegelmaier (34, S. 20) „feste Membranen" und das von Strasburger (80, S. 38) studierte *Delphinium villosum* „feste Cellulosewände" vor der Teilung des primären Endospermkerns. In seiner Arbeit über die Embryologie von *Aconitum* hat Osterwalder (66) auch den Antipoden ein besonderes Kapitel gewidmet; er beschreibt hier die Antipoden auf Grund der ausgeführten Reaktionen als mit reinen Cellulosemembranen versehene Zellen. Lötscher (55) tritt dieser Ansicht entgegen und behauptet durch Reaktionen gefunden zu haben, daß (S. 28) die Wände der Antipoden aus „mit anderen Stoffen imprägnierter Cellulose" bestehen; diese Stoffe sind nach der Ansicht Lötschers „eiweißartige Stoffe", „welche das chemische Verhalten der Cellulose derartig beeinflussen", daß die Membranen mit Jodjodkalium und Schwefelsäure Gelbfärbung zeigen. In einem der späteren Kapitel werde ich auf diese Angaben von Lötscher zurückkommen.

Die Dauerhaftigkeit der Antipoden ist ein recht relativer Begriff, der von der Subjektivität des Forschers sehr abhängig

ist. Jedenfalls kann man aber von Antipoden ephemerer Natur sprechen. und diesen andere, die wirklich sehr lange erhalten bleiben, gegenüberstellen. Die Übergänge zwischen diesen Extremen sind indessen sehr zahlreich. Balicka-Jwanowska (3) sieht die Antipoden der Scrophulariaceen als recht dauerhaft an; „les antipodes," sagt die Verf. „sont très prononcées et persistent jusqu'à la formation complète du haustorium chalazien". Schmid (76) dagegen ist der Meinung, daß gerade in dieser Familie die Antipoden von sehr ephemerer Beschaffenheit seien, was wohl auch richtig ist, da sie im Vergleich zu den lebenskräftigen Antipoden anderer Familien nur kurze Zeit nach der Befruchtung noch gefunden werden. Allgemein gehen die zeitlebens freien Antipodenkerne sehr früh zu Grunde. Dies ist der Fall bei *Tulipa* (20), *Jasminum* (27) u. a. Nach Hofmeister (40), der sich auch betreffs der Ausdauer der Antipoden ausgesprochen hat, werden „die Gegenfüßler (S. 182) von dem Endosperm ein- bezw. ausgeschlossen (Ranunculaceen, *Mirabilis*) oder während der Entwicklung des Endosperms aufgelöst (*Crocus, Leucojum, Colchicum*)". Im ersten Fall handelt es sich also um sehr dauerhafte, im anderen dagegen um frühzeitig degenerierende Antipoden. Aster (65, S. 357) besitzt Antipoden, welche „persist until the embryosac is in a advanced stage of development", und bei *Taraxacum* „dürfte die Lebensdauer der Antipoden", nach Schwere (78, S. 42), „nicht geringer sein als die der Synergiden". Schwere fand „in Schnitten mit kugelförmigen, ziemlich vielzelligen Embryonen dieselben noch nicht alteriert". Ebenso lang erhalten bleiben die Antipoden bei *Sparganium* (8) und den Juncaceen (52). Die lebenskräftigsten Antipoden scheinen indessen die Ranunculaceen und Vertreter der Gattung *Piper* zu besitzen. Johnson (47, S. 324) sagt nämlich von den Antipoden bei *Piper medium*, daß sie, obschon sie sich niemals durch bedeutende Größe oder größere Anzahl auszeichnen, doch „persist .... in the ripe seed". Unter den Ranunculaceen finden sich viele Gattungen, deren Antipoden außerordentlich lang erhalten bleiben. Im morphologischen Teil meiner Arbeit komme ich natürlich hierauf zurück. An dieser Stelle nenne ich vorläufig als Beispiel solcher resistenter Antipodenzellen *Delphinium exaltatum*, von welchem Dunn (18, S. 284) in ihrer Arbeit über die Morphologie der Samenknospe folgendes sagt: „The antipodals .... persist in even the oldest seeds without traces of degeneration". Auf diese Bemerkung, ebenso auf die Bedeutung der festen Antipodenmembran für die Ausdauer dieser Zellen erlaube ich mir bei der Besprechung der Gattung *Delphinium* zurückzukommen.

B. Die Bedeutung der Antipoden in der Phylogenie der Angiospermen.

Über die Homologie der Antipodenzellen sind viele verschiedene Meinungen geäußert worden, sodaß ich mich damit begnügen muß, die wichtigsten Angaben in aller Kürze zu referieren.

Hofmeister (40) betrachtet die Antipoden als „unwesentliche Tochterzellen des Embryosackes". Erst in den Arbeiten von

Strasburger (80) und Vesque (91) aus dem Jahre 1878 finde ich die morphologische Deutung der Antipoden einläßlich diskutiert. Strasburger (80, S. 74) erklärt die gegenwärtig herrschende Ansicht, daß „die Gegenfüßlerinnen im Embryosack der Metaspermen als Rudimente des Prothalliumgewebes der Archispermen zu deuten seien" als auf einem Vergleich beruhend, der sehr künstlich erscheint. Er meint sogar (S. 80), die Gegenfüßlerinnen könnten mit den Kanalzellen der Archispermen verglichen werden, läßt aber die Richtigkeit dieses Vergleiches dahingestellt. Vesque hält die Antipoden für Prothalliumgewebe, denn er sagt S. 245: „d'antipodes .... peuves dans certains cas produire des prothalles, qui servent de nourriture à l'embryon et ne sont autre chose que de l'endosperme". Guignard (26) äußert keine bestimmte Meinung über die Bedeutung der Antipoden in der Morphologie der Angiospermen, denn er drückt sich bezüglich dieser Frage S. 201 wie folgt aus: „.... et qu'on peut considérer, soit comme un residu organique, soit comme un prothalle réduit". In seinem Handbuch der Botanik vom Jahre 1890 bezeichnet Warming (94) die Antipoden als „primordiales Nährgewebe", welchen Ausdruck Westermaier (98) 1896 acceptiert. Der letztgenannte Autor beschäftigt sich ja in seiner Arbeit aus dem Jahre 1890 (97) hauptsächlich mit der ernährungsphysiologischen Seite der Antipoden. Am Schluß der Arbeit bespricht er ebenfalls den „morphologischen Wert" dieser Zellen und bezeichnet sie als „Vorläufer des Endosperms" (S. 35) oder als „Anfänge des Endosperms" (S. 26). Diese Ansicht findet aber bei Goldflus keine Billigung (24); die Antipoden bilden kein „début de l'endosperme", meint die Verf., sondern ein „residu organique" oder ein „prothalle réduit". Die erste Arbeit, in welcher angenommen wird, daß die Antipoden mit den Zellen des Eiapparates verwandt oder homolog seien, hat Mann (58) als Verfasser. Mann, der die Entwicklung der Antipoden bei *Myosurus* verfolgt, sagt hierüber ungefähr folgendes: Die ursprünglich sexuellen Zellen übernehmen vegetative Funktion und bilden parthenogenetisch das primäre Endosperm („give rise to the primordial endosperm"). Wie schon erwähnt wurde, ist bei den Compositen oft die unterste Antipode sehr groß und enthält einen großen oder mehrere Kerne. Diese Zelle wird 1895 in seiner Arbeit über *Aster novae-angliae* von Chamberlain (11) als ein „antipodal oosphere" angesehen. Opperman (65) hegt Zweifel bezüglich dieser Deutung. Sie hat *Aster* ebenfalls eingehend untersucht, kann aber nichts ausfindig machen, was eine Deutung im Sinne Chamberlains zulässig erschiene. Schaffner (74) und Lotsy (56) betrachten auch die Antipoden als „homologue of the oosphere", bezw. als „second egg-apparatus". In seinen Studien über die Polyembryonie *Allium odorum* kommt Tretjakow (88, S. 16) zu der Schlußfolgerung, daß die Antipodenzellen den vegetativen Zellen des weiblichen Prothalliums der Farne homolog seien. Das Verhalten der Antipoden bei *Allium odorum* ist meiner Meinung nach von großem Wert zur phylogenetischen Deutung der Antipoden. Eine andere Arbeit, die mir hierfür ebenfalls wichtig erscheint, ist diejenige von Campbell (7) über die

Entwicklung des Embryosackes bei *Peperomia pellucida*. Verf. fand hier keine ausgebildeten Antipodenzellen, wohl aber eine Anzahl frei im Plasma des basalen Teiles des Embryosackes liegender Kerne, die er als Antipodenkerne deutet. „Diese Kerne bleiben nicht zusammen“, sagt Campbell, „sondern sie rücken kurz nach der ersten Teilung im Embryo auseinander und sind nicht mehr als solche zu erkennen, wenn sie auch zum größten Teil in der unteren Hälfte des Embryosackes bleiben“. Eine Endospermbildung soll vollständig ausbleiben. In seiner Arbeit über *Lysichiton* und *Sparganium* bespricht Campbell (8) die Homologie der Antipoden und äußert sich hierüber für *Sparganium* S. 157 folgendermaßen: „This group of antipodal cells functions as the endosperm in the early stages of development after fertilization“, und betreffs *Lysichiton* S. 163: „It is evident, that we can no longer regard the antipodal cells as merely vestiges of the primitive prothallial tissue. It is true, that they probably represent this tissue, but that they may still be of importance physiological is amply shown ....“. Wie aus diesen Zitaten hervorgeht, hat Campbell hauptsächlich die physiologische Rolle der Antipoden im Auge gehabt. Die morphologische Stellung der Antipoden ist hier in den Hintergrund getreten. Dies ist noch mehr der Fall in den Arbeiten, welche die Antipoden ausschließlich von ernährungsphysiologischen Gesichtspunkten aus ins Auge fassen. Hier wird die vergleichende Anatomie so gut wie vollständig vernachlässigt, z. B. in der Arbeit von Westermaier (97) aus dem Jahre 1890. Westermaier, welcher zwar die Phylogenie der Antipoden kurz berücksichtigt, sagt hier S. 31: „In meinen vorstehenden Mitteilungen habe ich mich möglichst davon ferngehalten, auf dem Wege der vergleichenden Anatomie Schlüsse zu ziehen, wenn ich auch dieser Methode ihre wissenschaftliche Berechtigung nicht absprechen kann; jedoch lag es gerade in meiner Aufgabe, zu zeigen, daß man ohne diese, von anderen Gesichtspunkten ausgehend, gewisse Verhältnisse aufdecken kann.“ Ikeda (46) berührt in seinen Studien über die physiologische Rolle der Antipoden ihre morphologische Bedeutung gar nicht. Strasburger (84) faßt die im Embryosack sich abspielenden Vorgänge als fraktionierte Prothalliumbildung auf; dieser Ansicht tritt auch Lötscher (55) bei. Die in den letzten Jahren erschienenen Lehrbücher der allgemeinen oder systematischen Botanik (23, 48, 96, 85) stellen sich auch auf den Standpunkt Strasburgers, nachdem die Antipoden als ein Teil des fraktioniert angelegten weiblichen Prothalliums anzusehen sind.

C. Die Bedeutung der Antipoden in Hinsicht auf die Ernährungsphysiologie des Embryosackes.

Die Ansichten über die physiologische Rolle der Antipoden sind hauptsächlich drei. Nach der ersten sind die Antipoden vollständig inaktiv, also Zellen, die ohne jede physiologische Bedeutung für die Weiterentwicklung des Embryosackes sind. Zweitens

wird die Anschauung vertreten, daß die Antipoden ernährungsphysiologisch wichtig seien und nach der dritten Ansicht schließlich werden die Antipoden als eine Art Laboratorien betrachtet, in welchen, nach der Meinung der Autoren, die zur Ernährung des Embryosackes dienenden Stoffe synthetisiert werden.

Es wird nicht unnütz sein, an dieser Stelle die einschlägige Literatur über diese Frage kurz zu besprechen.

Beginnen wir mit denjenigen Arbeiten, welche die erste Ansicht. Inaktivität der Antipoden bei der Ernährung des Embryosackes, vertreten! Wenn auch Hofmeister (39) in seiner 1849 erschienenen Arbeit den Antipoden eine ernährungsphysiologische Rolle zuschrieb, sprach er in einem zehn Jahre später publizierten Werk (40) ihnen jede Funktion ab. „Die Gegenfüßler verhalten sich bei der Endospermbildung völlig passiv ....", schreibt er S. 182. Denselben Standpunkt verficht er 1867 (42), wobei er sich noch bestimmter ausdrückt und seine Ansicht dahin präzisiert, daß „die Gegenfüßlerzellen der Keimbläschen für die Umbildung des Eichens zum Samen bedeutungslos" seien. Vesque (91) bezeichnet in seiner 1878 in Annales des sciences nat. (Botanique) veröffentlichten Arbeit die Antipoden als Zellen „sans fonctions connus". In denselben Jahrbüchern (92) definiert er später seine Meinung folgendermaßen: „Au point de vue physiologique il faut refuser toute espèce de fonction." Hegelmaier (35) ist derselben Meinung wie Hofmeister (40), daß die Antipoden keinen Anteil an der Bildung des Endosperms nehmen. Einen speziellen Fall bilden die Antipoden bei den *Galium*-arten, bei welchen nach der Ansicht Lloyd's (54) nur eine von den drei Zellen aktiv sei, die beiden anderen dagegen vollständig bedeutungslos bleiben. Die Inaktivität der Antipoden wird auch von Billings (5) in der Zusammenfassung seiner Arbeit über die Entwicklungsvorgänge in der Samenknospe der verschiedensten Familien vertreten: „Die Antipoden nehmen bei den untersuchten Arten an der Entwicklung des Embryosackes keinen Anteil, denn sie werden von dem Endosperm aufgezehrt. Bei *Stockhousia* können sie vor der Befruchtung Teilungen erfahren, aber scheinbar ohne physiologischen Zweck."

In einer zweiten Gruppe von Arbeiten wird also die Ansicht vertreten, daß die Antipoden als ernährungsphysiologisch wichtige Organe zu bezeichnen seien, ohne daß indessen die Art ihrer Funktion näher bezeichnet würde. Während Schacht (73) die Rolle der Antipoden als unbekannt und ungewiß angibt, spricht sich Westermaier dahin aus (97), daß wenigstens bei den von ihm untersuchten Familien der *Ranunculaceae* und *Gramineae* die Antipoden „einen anatomisch-physiologischen Apparat" bilden und nicht als unnütze, rudimentäre Gebilde aufgefaßt werden dürften, die nur vom vergleichend-morphologischen Standpunkte aus verständlich wären. Guignard (26) hält wieder die Rolle, welche die Antipoden zu spielen haben, für „assez problematique" und Balicka-Iwanowska (3), welche unter anderen Familien in ihrer Arbeit die Pedalinaceen, Plantaginaceen und Scrophulariaceen behandelt, schreibt den Antipoden eine nur vorübergehende Rolle zu.

eine „fonction transitoire". In den letzten Jahren sind eine ganze Anzahl von Arbeiten erschienen, die sich mehr oder weniger einläßlich mit der Frage nach der physiologischen Bedeutung der Antipodenzellen beschäftigen. Alle teilen den Antipoden eine wichtige Rolle bei der Ernährung des Embryosackinhaltes zu. Lloyd (54) bearbeitete die Rubiaceen; er kommt zu der Schlußfolgerung, daß die unterste, langgestreckte Antipode der untersuchten Pflanzen „appears to have a distinct and important physiological rôle". Die betreffende Zelle ist „probably active in the transportation of the food". Zu ungefähr ähnlichem Resultat kommt Campbell (8) bei der Untersuchung von *Sparganium* (S. 157), wo die Antipoden „present all the appearances of actively growing cells" und bei *Lysichiton* (S. 161), wo sie „are doubtless of physiological importance". Merrell (59) betrachtet die Antipoden bei *Silphium* als „conductive" und fügt noch bei „rather than digestive". Die Ranunculaceen besitzen nach Coulter (15) Antipoden, welche „give evidence of great activity until late in the endosperm formation". Opperman (65) ist der Meinung, daß die Antipoden als eine Art Transitozellen funktionieren; „their function is probably that of conveying nutrition to the developing embryo". Goldflus bespricht auf Grund ihrer Untersuchungen an Compositen die Anatomie und Funktion der in Frage stehenden Zellen. Nach der Meinung der Verf. (S. 5) spielen wahrscheinlich die Antipoden nicht bei allen Pflanzen dieselbe Rolle. Einige Angaben ihrer Resultate zeigen am besten, in welcher Richtung die Ansichten der Verfasserin gehen. Den Antipoden bei *Centaurea macrocephala* schreibt sie „un rôle d'absorption en faveur du sac embryonnaire" zu. Bei *Inula Helenium* funktionieren sie als „cellules digestives". In der Zusammenfassung ihrer Arbeit erteilt die Verfasserin schließlich den in eine Reihe angeordneten Antipodenzellen eine Rolle als „un sucoir dans la partie axiale de l'ovule". Laurent (52. S. 134) behandelt in sehr eingehender Weise die Antipoden der Juncaceen und sagt über die Funktion derselben folgendes: „Dans les Joncées, l'antipode dont j'ai suivi le développement a connue ou l'a vue, un rôle nettement effacé." Rosenberg (71, S. 10) ist durch die Anordnung des Chromatins in den Kernen der Antipoden von *Zostera marina* von der ernährenden Tätigkeit derselben überzeugt. Auch Osterwalder (66) widmet den Antipoden einen großen Teil seiner embryologischen Untersuchung von *Aconitum Napellus*. Der Verfasser ist der Ansicht, daß die Antipoden bei *Aconitum* eine ernährungsphysiologische Rolle übernommen haben; für diese Bedeutung sprechen nach seiner Ansicht auch die Lage und das anatomische Verhalten sowohl der Antipoden als auch der ganzen Samenknospe. Auch in mehr referierenden Arbeiten wird derselbe Standpunkt vertreten, den Westermaier, Osterwalder, Goldflus u. A. einnehmen. Areschoug (2) acceptiert (S. 4): „antipodernas näringsfysiologiska uppgift ej blott såsom organ för uppsugandet af näring från nucellus och integumenten utan äfven såsom magasin för dylika ämnen." Areschoug fügt aber bei: „Huruvida de upptagna ämnena tillika

undergå någon kemisk omsättning lär väl näppeligen kunna med säkerhet afgöras.“ In den neueren Auflagen der bekannteren Lehrbücher der Botanik wird die Rolle der Antipoden ebenfalls besprochen. So z. B. im Bonner Lehrbuch (85), wo den Antipoden „häufig ernährende Funktion“ zugeschrieben wird. In seiner Organographie (23) spricht Goebel den Antipoden sogar das Vermögen der Enzymausscheidung zu. Er schreibt S. 804: „Den Antipoden kommt .... sicher eine Bedeutung für die Ernährung der Makrospore zu“, und S. 805: „.... die wir uns wohl ähnlich vorstellen können, wie die der .... Epithelschicht, d. h. sie sondern wahrscheinlich Enzyme aus, welche die Auflösung des Nucellusgewebes vermitteln, und sind bei der Überführung der Baumaterialien in den Embryosack beteiligt.“

Nach der dritten in den Angaben der Autoren vertretenen Ansicht sind die Antipoden Laboratorien, welche für die übrigen Zellen des Embryosackes Nährstoffe bereiten. Die erste Publikation, in der diese Ansicht vertreten wird, ist die bekannte Abhandlung „Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen“, 1849, von Hofmeister (39). Der Verfasser vertritt in dieser Arbeit (S. 59) den Standpunkt, daß die Antipoden die Nahrung für den werdenden Embryo „verarbeiten“. Wie aus dem vorher Gesagten hervorgeht, glaubt Areschoug (2), es sei wohl kaum möglich, zu entscheiden, ob die von den Antipoden aufgenommenen Stoffe in denselben irgendwelche chemische Veränderung erleiden. Johnson (47) äußert in seiner Arbeit über *Heckeria* die Vermutung, daß die Antipoden „possibly in the elaboration of food material“ tätig sind. Zwei Forscher, Ikeda und Lötscher, deren Arbeiten in den letzten Jahren erschienen sind, bleiben nicht auf halbem Wege stehen, sondern erklären die Antipoden als Zellen, welche entweder das Nucellusgewebe in ihrer Nähe auflösen oder die Nährstoffe in sich aufnehmen, um sie für den Embryosack umzuarbeiten. Ikeda (46), dessen Arbeit die physiologische Funktion der Antipoden bei *Tricyrtis* behandelt, sucht die Rolle der Antipoden durch die Struktur der Kerne und des Plasmas der Zellen, durch den Bau des angrenzenden Nucellus und schließlich durch verschiedene Reaktionen zu beweisen. Er sieht in den Antipoden „the metabolic centre for the absorption, elaboration and transportation of nutritive materials“ zu Gunsten des Embryosackes. Lötscher (55), welcher sich in seinen Darlegungen vorwiegend auf die Angaben der einschlägigen Literatur statt auf eigene Untersuchungen stützt, unterscheidet drei Typen von Antipoden, von welchen der erste eine auflösende oder resorbierende, der zweite eine verarbeitende oder umwandelnde Rolle spielt. Dem dritten Typus gehören schließlich diejenigen Antipoden an, die vorwiegend eine haustorielle Funktion haben.

Auf die referierten Arbeiten, speziell auf die beiden letzteren, komme ich später eingehend zu sprechen.

Die Längsstreckung der unterhalb der Antipoden anschließenden Nucelluszellen wird oft als Beweis für die oben besprochene Rolle

der Antipoden angeführt. Die langgestreckte Form und die reihenweise Lagerung dieser Zellen machen allerdings ihre Funktion als zuleitendes Gewebe außerordentlich wahrscheinlich. Die Bezeichnungen „Zuleitungsbahn", „Zuleitungszellen" sind von Westermaier (96) eingeführt, welcher Autor dieses Gewebe in typischer Ausbildung bei *Nigella* (S. 8) und *Aconitum* (S. 10) antraf. Ein speziell ausgebildetes Zuleitungsgewebe ist in der Literatur ferner für *Sedum* (43) beschrieben worden. D'Hubert nennt dieses zwischen dem Embryosack und der Chalaza bei *Sedum* befindliche Gewebe „système conducteur". Ebenso ist bei *Anemonella thalictroides* nach Mottier (62, S. 298) unterhalb der Antipoden „a strand of long narrow cells resembling the rudiment of a vascular bundle". Das zuführende Gewebe der Compositen, welches „une communication entre le sac embryonnaire et le tégument" bildet, wird von Goldflus (24) „la pseudo-chalaze" genannt und besteht aus viel kleineren Zellen als das Integumentgewebe. Bei den Oleaceen und Linaceen konstatiert Billings (5) eine aus gestreckten Zellen bestehende Leitungsbahn unter den Antipodenzellen. Schließlich beschreibt uns Ikeda (46) bei *Tricyrtis* ein aus sehr langen Zellen gebildetes Leitungsgewebe. Bei vielen Pflanzen fallen diese Zellen durch Gelbfärbung und das Lichtbrechungsvermögen ihrer Membranen sofort in die Augen, sie heben sich ganz besonders vom umgebenden Nucellusgewebe ab. Schon Hofmeister (41) hat sowohl bei Mono- wie bei Dikotyledonen am unteren Ende des Embryosackes ein bei durchfallendem Lichte durch dunklere Färbung ausgezeichnetes Gewebe gesehen. Er erklärt die dunkle Färbung dieses Gewebes „durch die Anwesenheit sehr zahlreicher, äußerst kleiner, mikroskopisch kaum unterscheidbarer, lufterfüllter Intercellularräume". Daß Hofmeister sich hierin geirrt hat, wird später gezeigt werden. Die Angaben über die chemische Beschaffenheit dieses unter den Antipoden liegenden Gewebes sind sehr divergierend. Westermaier (97) spricht bei *Aconitum Napellus* (S. 10) nur von Zellen, „deren Membranen eigentümlich schwärzlich aussehen". *Aconitum Napellus* ist auch von Osterwalder (66) untersucht worden. Er beschreibt auch das fragliche Nucellusgewebe und die braune Färbung desselben als „von der Cuticularisierung der Zellwände" herrührend. Goldflus (24) gibt an, daß die Pseudochalaza der Compositen begierig Safranin absorbiert; irgendwelche Schlüsse auf die chemische Zusammensetzung der Membranen zieht die Verfasserin daraus nicht. Ikeda (46) geht nicht auf die chemische Beschaffenheit der zuführenden Zellen ein. Dagegen hat Lötscher (55) Reaktionen bei *Anemone nemorosa* ausgeführt und beschreibt die fraglichen Zellmembranen danach als aus Cellulose bestehend, ein Befund, den ich später wie die Angaben Osterwalders für *Aconitum Napellus* zu berichtigen haben werde.

Hie und da finden sich in der Literatur auch Angaben über ein während der Entwicklung der Antipoden entstehendes Postament, eine in den Embryosack hineinragende Vorwölbung von mehr oder weniger auffallender Größe. Solche Postamente sind, soweit ich

die Literatur überblicke, nur bei einigen Gattungen der Ranunculaceen beschrieben worden. Hegelmaier (32) notiert solche „zapfenförmige Vorsprünge" in seiner Untersuchung über die Entwicklung dikotyler Keime für verschiedene *Ranunculus*arten. Guignard (26) hat diese Postamente bei *Clematis* und *Hepatica* beobachtet; die Antipoden „adhèrent par une sorte de pédicule", wie der Verfasser sich ausdrückt. Nach den Untersuchungen von Westermaier (97) und Osterwalder besitzt auch *Aconitum Napellus* ein derartiges Postament. Die Entstehung dieser Columella findet bei Westermaier (97) und Lötscher (55) eine verschiedene Erklärung. Westermaier schreibt die Ausbildung eines Postamentes der auflösenden Tätigkeit des Embryosackes seitlich von den Antipoden zu. „Der Embryosack vertieft sich also," um die Worte des Verfassers anzuführen, „mit Ausschluß jener zentralen Stelle, auf welcher, von einem festen Fundament gehalten, die ‚Gegenfüßlerzellen' sich befinden." Lötscher (S. 20) erklärt die Sache nach Untersuchungen an verschiedenen *Ranunculus*species folgendermaßen: „Nahe liegt es, die Ursache davon" — also die Entstehung des Postaments — „in der Resorption des Nucellus um dieses Postament herum zu suchen. Ausgesprochene Anzeichen liegen aber dafür nicht vor. Das Emporheben des Postamentes scheint vielmehr durch Zellvermehrung unterhalb desselben in der Chalaza verursacht, wofür auch das Aussehen des Postamentes und die gestreckten, an dasselbe seitwärts ansetzenden Nucelluszellen sprechen."

Der erste Grund zur Aufstellung einer Hypothese über die ernährungsphysiologische Funktion der Antipoden war den bereits erwähnten Autoren wohl in erster Linie die oft auffallende Größe dieser Zellen und ihrer Kerne nebst dem Reichtum derselben an Plasma. Damit ließen sich dann leicht die folgenden Tatsachen in Verbindung bringen: Das Leitbündel des Funiculus endigt immer in der Chalazagegend; bei vielen Gattungen ist ein besonderes, als Leitungsbahn anzusprechendes Gewebe ausgebildet. Die Lagerung der Antipoden zwischen Embryosack und Chalaza, die Ergebnisse mikrochemischer Reaktionen betreffend den Inhalt der verschiedenen Zellen der Samenknospe.

Von Bedeutung schien für die physiologische Funktion der Antipoden auch die Tatsache, daß der Nucellus nach außen durch eine einheitliche, kutikularisierte Membran abgeschlossen ist. Diese ist von Westermaier (97) und Osterwalder (66) u. A. nachgewiesen worden. Das Vorkommen einer solchen Kutikula soll zur Folge haben, daß die Nährstoffe von den Integumenten auf keinem anderen Weg in den Nucellus resp. in den Embryosack hineingelangen können als durch die Chalaza.

Durch mikrochemische Reaktionen hat Westermaier (96, S. 6) eine „Stärkestraße" zwischen Chalaza und Antipoden nachgewiesen; er fand dagegen niemals Stärke im Embryosack oder in den Antipoden, ausgenommen bei *Helleborus viridis*, wo Stärke in den Antipoden vorhanden war, „dieser letzten Station", wo die Stärke

noch, nach Westermaiers Ansicht (97, S. 9), transitorisch auftreten kann. „Die Antipoden enthalten abwechselnd Stärke und sind davon wieder frei.“ Daraus schließt Westermaier, daß die Antipoden als „die letzten Zubereiter und Übermittler der in den Embryosack eintretenden Nährstoffe“ funktionieren. Ikeda (46) stützt seine Hypothesen ebenfalls teilweise auf die Ergebnisse von Zucker-, Stärke- und Dextrinreaktionen. Die Antipoden von *Tricyrtis* enthielten Dextrin und die zuleitenden Zellen unterhalb derselben Zucker und Proteinkörner. Durch die Annahme, die Antipoden seien zur Bildung und Ausscheidung von *Enzymen* befähigt (23, S. 804), welche teils die Nucelluszellen auflösen, teils die in die Antipoden hineingewanderten Nährstoffe in eine für den Embryosack bezw. den Embryo geeignetere Form überführen, wird die Theorie von der ernährungsphysiologischen Bedeutung der Antipoden vervollständigt. Die Arbeit von Lötscher (55) verficht auf ungefähr demselben Grund wie Ikeda die Laboratoriumstätigkeit der Antipoden. Die Antipoden der Scrophulariaceen sollen nach Lötscher (S. 52) vor der Bildung des bekannten Chalazahaustoriums das Nucellusgewebe unter sich auflösen. Bei den Compositen dagegen haben die Antipoden, nach demselben Autor, die Funktion eines Haustoriums übernommen. Schließlich besitzen die Ranunculaceen unter anderen Familien Antipoden, denen eine stoffumwandelnde Tätigkeit erteilt worden ist.

III. Eigene Untersuchungen.

Die in der vorliegenden Arbeit niedergelegten Studien stützen sich auf Untersuchungen, welche ich im Laboratorium für allgemeine Botanik und Pflanzenphysiologie der Universität Zürich unter Leitung des Herrn Professor Dr. A. Ernst während der Studienjahre 1903—1905 ausführte. Die Arbeit wurde anfangs des Wintersemesters 1903 in Angriff genommen und fand ihren Abschluß mit dem Beginn des Sommersemesters 1905.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, an dieser Stelle Herrn Professor Dr. A. Ernst, welcher meine Untersuchungen mit so großem Interesse verfolgt und mit gütigen Ratschlägen gefördert hat, meinen herzlichsten Dank abzustatten. Gleichzeitig erlaube ich mir Herrn Professor Dr. H. Schinz als Direktor des botanischen Gartens der Universität für die mir gütigst zur Verfügung gestellten zahlreichen Pflanzen meine Dankbarkeit auszusprechen. Mein früherer Lehrer, Herr Professor Dr. Arthur Meyer, Marburg, hatte die Liebenswürdigkeit, mir eine Anzahl Pflanzen aus dem dortigen botanischen Garten zu übersenden, wofür ich ihm meinen besten Dank sage. Des weiteren bin ich Herrn Dr. G. Hegi, München, für die Beschaffung reichen Materials aus dem botanischen Garten in München zu Dank verpflichtet.

A. Technisches.

Das Material für die Untersuchungen wurde an folgenden Orten eingesammelt:

Im Freien: In Zürich und Umgegend, an anderen Orten in der Schweiz und in Tirol.

Kultiviert: In den botanischen Gärten in Zürich, München und Marburg, im Alpengarten auf dem Schachen, Bayern und in den Quaianlagen der Stadt Zürich.

Die Pflanzen wurden immer zwischen $10^{h.\,a.\,m.}$ und $4^{h.\,p.\,m.}$ und in den meisten Fällen an sonnigen Tagen eingesammelt.

Als Fixierungsflüssigkeit habe ich ausschließlich absoluten Alkohol verwendet, in welchen die aufgeschnittenen Fruchtknoten oder die losgelösten Samenknospen eingelegt wurden. In der Regel wurde zum Fixieren so viel Flüssigkeit genommen, als daß sie das 20fache Volumen der Pflanzenteile betrug. Nach 5—7 Tagen wurde der Alkohol gewechselt. Nach weiteren 8 Tagen oder meistens längerer Zeit kamen die fixierten Teile zur Einbettung. Eingebettet wurde in der üblichen Weise in Paraffin mit Verwendung von Benzol oder Xylol als Einbettungsflüssigkeit. Im allgemeinen bekam ich bessere Resultate mit Benzol. Die im Paraffin von 52° Schmelzpunkt eingebetteten Objekte wurden mit dem Mikrotom in Schnitte von 6—40 μ zerlegt. Die Schnitte wurden in Serien auf gewöhnliche Objektträger aufgeklebt und in gebräuchlicher Weise für die Färbung vorbereitet. Als Tinktionsmittel wurde ausschließlich Delafield's Haematoxylin verwendet. Durch eine kurze Nachfärbung mit Magdalarot erzielte ich eine schöne Rotfärbung des Plasmas und der Nucleolen der Kerne. Die Form und Struktur der Nucleolen sind durch diese Tinktion sehr leicht zu konstatieren.

Die Figuren der Tafeln sind mit einzelnen Ausnahmen alle bei derselben Vergrößerung gezeichnet. Hierdurch gewinnt meines Erachtens die Arbeit an Wert, da man sich so über das Wachstum der fraglichen Zellen und ihrer Protoplasten während der Entwicklung leicht orientieren kann.

B. Morphologisches.

1. Spezieller Teil.

Die Familien und Gattungen sind im folgenden nach dem Engler'schen System (19) aufgeführt worden. Die untersuchten Pflanzen werden zunächst nach Gattungen zusammengefaßt. Nach der Besprechung aller Gattungen der von mir für die Untersuchungen zugezogenen Familien folgt eine vergleichende Zusammenfassung der Befunde innerhalb der Gattungen und Familien.

Die Morphologie der Antipoden ist im allgemeinen — wenigstens in großen Zügen — dieselbe für alle Spezies einer Gattung. Es hätte daher zu weit geführt und hätte Anlaß zu vielen Wiederholungen gegeben, wenn hier jede Art für sich ausführlich behandelt worden wäre. Die zur Beobachtung gelangten Unterschiede im Entwicklungsgange und in der Morphologie der Spezies derselben Gattung sind, soweit es möglich war, im Gange der Darstellung berücksichtigt worden.

Fam. Ranunculaceae.

§ *Paeonieae.*

Paeonia.

Untersuchte Arten:

Paeonia peregrina Mill.
Paeonia tenuifolia L.

Soweit ich aus der Literatur ersehen konnte, ist über die Embryosackentwicklung und im besonderen über die Antipoden von *Paeonia* noch nichts geschrieben worden.

Die mit zwei Integumenten versehene Samenknospe besitzt einen sehr dicken Funiculus, welcher mit der anschließenden Hälfte des äußeren Integuments im Schnitt wohl die halbe Fläche der Samenknospe einnimmt. Der Embryosack ist auf dem Achtkernstadium, wo alle Kerne noch frei im Embryosackplasma liegen, sehr lang und schmal und allseits vom Nucellusgewebe umgeben. In späteren Stadien ist seine Gestalt wesentlich anders. Der Nucellus ist zum größten Teil aufgelöst; nur am oberen Ende, an der Mikropyle, ist eine Kappe übrig geblieben. Ein trichterförmiger Teil der Basis ist auch von der Auflösung verschont worden. In diesem Trichter liegen die regelmäßig in Dreizahl vorhandenen Antipoden. Sie füllen den untersten Teil des Embryosackes vollständig aus, dicht aneinander anschließend. Eine für die Gattung charakteristische Anordnung oder bestimmte gegenseitige Lagerung der Antipoden konnte ich nicht beobachten. Die drei Antipoden lagern sich entweder in eine Reihe übereinander oder auch so, daß eine basal, die zwei anderen oberhalb dieser oder umgekehrt zu liegen kommen (Fig. 2). In wenigen Fällen stehen die Zellen nebeneinander in demselben Plan (Fig. 1). Die Form der Antipoden kann eine blasige sein; liegen sie aber in irgendwelcher Weise übereinander, so sind sie gewöhnlich unregelmäßig eckig. Der frei in den Embryosack hineinragende Teil der Antipoden ist immer schwach blasig aufgetrieben. Das Plasma der Zellen enthält meistens nur kleinere Vacuolen und bleibt immer von mehr homogener Beschaffenheit. Jede Antipode ist einkernig. Die Kerne sind relativ sehr groß ($25 \times 30\ \mu$ oder $20 \times 35\ \mu$), kugelrund oder von gestreckter Form und sehr reich an Chromatin in kleinen Körnern, welche gleichmäßig innerhalb des Kerns verteilt sind. In der Regel sind die Kerne mit je einem Nucleolus von normaler Größe und Form versehen; nur ausnahmsweise traf ich hier und da einen Kern an, der zwei Nucleolen enthielt; von diesen war dann immer der eine mehrmals größer als der andere. Die Nucleolen sind dicht von Chromatinkörnern umgeben, liegen also nicht in einem sog. hellen Hof. Die gleich unterhalb der Antipoden anschließenden Nucelluszellen zeichnen sich durch ihre Länge aus (Fig. 2). Sie bilden eine an der Basis des Embryosackes einige Zellen breite Zuleitungsbahn, die sich gegen das Ende des Funiculus-Leitbündels zu in der Chalaza fächerförmig ausbreitet. Seitlich schließen sich an diese zuführende Bahn

weitere längliche Zellen an, die ebenfalls direkt an den Embryosack, aber seitlich von den Antipoden anschließen. Die oben erwähnte Form behalten die Antipoden, so lange der primäre Endospermkern ungeteilt bleibt, bei. Sobald aber eine kleine Anzahl wandständiger Endospermkerne gebildet worden ist, treten Degenerationserscheinungen in den Antipoden auf. Die Zellen fallen zusammen, ihr blasiges Aussehen verschwindet, das Plasma bekommt allmählich immer größere Vacuolen und die Kerne nehmen eine unregelmäßige Form an. Die Nucleolen werden ebenfalls sehr vacuolig. Schließlich obliterieren die Antipoden (Fig. 3) vollständig, indem sie zu formlosen Massen zusammensinken, in welchen mehr oder weniger scharf umschriebene Chromatinklumpen, die sich kräftig färben, zu beobachten sind.

In mit Endosperm gefüllten Samen lassen sich keine Spuren von Antipoden entdecken.

Die beiden untersuchten Arten von *Paeonia* verhalten sich bezüglich der Morphologie der Antipoden ganz übereinstimmend.

In zwei Samenknospen von *P. tenuifolia* beobachtete ich je zwei nebeneinander liegende, langgestreckte Embryosäcke.

§ *Helleboreae.*

Caltha.

Untersuchte Art:

Caltha palustris L.

Zum ersten Mal werden die Antipoden von *Caltha palustris* von Hegelmaier (34) in seiner Arbeit über das Dikotylen-Endosperm behandelt. Er beschreibt sie als besonders kräftig entwickelte, mit festen Membranen versehene Zellen, die „mitunter in der Folge Verdoppelung des Kerns zeigen". Über die Entstehung dieser Kerne finden wir Angaben bei Mottier (62), welcher behauptet, die Kerne teilen sich durch Fragmentation, und bei E. Thomas (87), welcher im Gegensatz hierzu mitotische Teilungen der Antipodenkerne beobachtete. Sie beschreibt die Antipoden als „pear-shaped cells", welche noch lange nach der Befruchtung erhalten bleiben. Auch Lötscher (55) hat unter anderen Ranunculaceen *Caltha* untersucht und führt ihre Antipoden als Beispiel für mehrkernige Antipoden an. Außerdem hat Lötscher versucht, an *Caltha* die Beschaffenheit der Antipodenmembran nachzuweisen.

Die rundlichen oder mehr oder weniger gestreckten Polkerne verharren recht lange im freien Zustande, nebeneinander liegend, entweder in einer zentralen Plasmaansammlung des Embryosackes aufgehängt oder in der Nähe der Antipoden sich befindend. Ihre Vereinigung geschieht meistens in der Nähe des Eiapparates. Die Bildung der Antipodenzellen geht der Bildung des primären Endospermkerns gewöhnlich voraus. Sehr selten trifft man etwa Embryosäcke an, wo die Polkerne sich zur Vereinigung anschicken, während die Antipodenkerne noch frei im Plasma des Embryosackes liegen.

Die freien, an der Basis des Embryosackes befindlichen Antipodenkerne (Fig. 4) besitzen immer nur einen Nucleolus, sind

rundlich-oval und reich an Chromatin in nicht allzu kleinen Körnern. Die Umgrenzung der Antipodenzellen erfolgt, wie schon gesagt, vor oder während der Verschmelzung der Polkerne. Sie nehmen einen Teil der Basis des verkehrt eiförmigen Embryosackes ein und liegen nebeneinander in derselben Ebene. Diese gegenseitige Lage behalten sie auch später bei. Niemals traf ich anders gelagerte Antipoden an. Auf der ersten Entwicklungsstufe zeigen sie keine besonders charakteristische Form. Die an das Embryosackinnere grenzenden Membranen sind schwach konkav oder flach, das reichlich vorhandene Plasma vacuolenfrei und die in Einzahl vorhandenen Kerne gewöhnlich kugelrund und meistens einnucleolig. Der Chromatingehalt der Kerne ist auf diesen Stadien kleiner als der der Nucelluszellkerne (Fig. 5).

Auf einem bald früheren, bald späteren Stadium in der Entwicklung — entweder vor der Verschmelzung der Polkerne oder erst nach der Bildung des primären Endospermkerns — teilen sich jetzt die Antipodenkerne durch echte Karyokinese, wodurch die Zahl derselben auf zwei oder höchstens drei in jeder Zelle steigt. Es ist mir nicht gelungen, die Zahl der bei der Teilung der Antipodenkerne entstehenden Chromosomen zu bestimmen. Jedenfalls scheint sie eine ziemlich hohe zu sein. Fig. 8 zeigt Antipoden, welche vor der Verschmelzung der Polkerne schon zweikernig sind. Die Antipoden und ihre Kerne sind hier bedeutend kleiner als die in den Fig. 6, 7 und 9 veranschaulichten, welche letztere auch einem viel älteren Embryosack angehören. Fig. 6 zeigt die erste Teilung eines Antipodenkerns. In der nebenliegenden Antipode befindet sich der große, gebogene Kern im Spiremstadium. Fig. 9 stellt eine zweikernige Antipode mit einem ruhenden und einem in mitotischer Teilung begriffenen Kern dar. Die dreikernigen Antipoden sind nicht häufig. Gewöhnlich findet man in jeder Zelle nur zwei, meistens dicht aneinander anliegende Kerne (Fig. 7). Recht oft habe ich eine verschiedene Kernzahl in den Zellen einer Antipodengruppe bemerkt, so z. B. in zwei Antipoden eines Embryosackes je drei Kerne, in der dritten nur zwei; in anderen Fällen die eine mit zwei und die beiden übrigen mit je einem Kern usw.

Mit dem Eintritt der Befruchtung schlagen die Antipoden ein rasches Wachstum ein, ihr Volumen nimmt während der Existenz des primären Endospermkerns bedeutend an Größe zu. Die Wände wölben sich hervor, die Zellen werden zuerst blasenförmig, strecken sich und nehmen eine gestrecktere oder kürzere keulen- oder birnenförmige Gestalt an, sind aber noch vollständig von der Embryosackbasis seitlich umschlossen. Die Menge des Plasmas nimmt schon zu; dies beweist die kräftige Färbung, welche es mit Plasmafarbstoffen annimmt. Jetzt treten aber auch kleinere Vacuolen darin auf. Die Kerne vergrößern sich am meisten. Das Chromatin hat sich reichlich vermehrt, tritt uns aber viel feinkörniger entgegen als in den jungen, freien Antipodenkernen. Gewöhnlich findet man mehrere Nucleolen in den Kernen, die auf diesem Stadium nicht mehr kugelrund, sondern oval, mehr oder weniger gestreckt erscheinen.

Die Teilungsfähigkeit der Kerne ist nach dem oben Gesagten eine beschränkte; nachdem sie vollständig erloschen ist, nehmen die entstandenen Kerne mehr und mehr an Größe zu, bis sie einen Durchmesser besitzen, der drei- bis dreieinhalbmal so groß ist wie derjenige der freien Antipodenkerne. Gleichzeitig haben die Zellen selbst ihr Volumen vergrößert, dabei immer mehr die Form einer gestreckten Blase annehmend, die zum größten Teil frei in den jetzt sehr erweiterten Embryosack hineinragt. Während die jüngsten Antipoden eine Länge von etwa 25 μ und eine Breite von 10—15 μ erreichen, begegnen uns hier Antipoden, deren Länge auf 80 μ, die Breite auf 50—70 μ gestiegen ist. Die Kerne dieser großen Antipoden messen 28—30 μ im Diameter. Die nucleolenreichen Kerne — ich habe oft mehr als 30 Nucleolen in einem Kern beobachtet — fangen jetzt schon an Degenerationserscheinungen zu zeigen. Währenddessen hat sich der primäre Endospermkern geteilt. Die entstandenen Endospermkerne, welche ein- bis mehrnucleolig sind und sehr an Größe variieren (die Länge derselben wechselt von 15—40 μ, die Breite von 10—25 μ, Fig. 12), verteilen sich im Wandbeleg des Embryosackes. Die Zahl der freien Endospermkerne nimmt zu, besonders im unteren Teil des Embryosackes. Schließlich sind die Antipoden vollständig von im Wandplasma liegenden Endospermkerne überdeckt. Die Antipoden fallen jetzt allmählich zusammen. Das erste Zeichen der Degeneration einer Antipode zeigt sich, wie ich oben kurz bemerkte, im Verhalten ihrer Kerne. Diese bekommen Einschnürungen (Fig. 10), die immer tiefer werden; schließlich zerfallen die großen Kerne in viele kleinere Teilstücke, von welchen jedes einen oder mehrere Nucleolen enthält. Die Membranen der Antipoden werden gefaltet und das Plasma außerordentlich vacuolenreich; es bekommt ein schwammiges Aussehen. Je größer der vom Embryosack ausgeübte Druck wird, desto mehr fallen die Antipoden zusammen. Die Teilstücke der Kerne bilden schließlich einen in der Mitte der Zelle liegenden Klumpen, die Nucleolen verschwinden und das Chromatin zerfällt in Fetzen und größere Körner, die schließlich aufgelöst werden.

In den reifen Samen sucht man vergebens nach Resten der Antipoden. Sie sind vollständig zu Grunde gegangen, aufgelöst und von dem sich entwickelnden Endosperm assimiliert worden.

Bezüglich der unter den Antipoden gelegenen Nucelluszellen möchte ich bemerken, daß hier zwar reihenweise angeordnete, direkt an die Antipodenbasis führende Zellen (Fig. 6) vorkommen, sie sind aber gewöhnlich quer zur Längsrichtung der Samenknospe gestreckt, also ganz anders gestaltet als bei *Paeonia*. Oft habe ich in jüngeren Stadien der Samenknospen beobachtet, daß gerade unter der Basis der Antipoden eine Zelle liegt, deren Form einer Pyramide mit abgeschnittener Spitze ähnlich ist. Von dieser Zelle strahlen die anderen Nucelluszellen gegen die Leitbündelendigung des *Funiculus* aus, ungefähr in derselben Weise, wie ich es für *Paeonia* beschrieben habe. Man möchte vielleicht die erwähnte Zelle als Sammelzelle für die in die Antipoden eintretenden Nährstoffe ansehen; es

schließen sich aber an diese Zelle mehrere langgestreckte Zellen, die alle seitlich von den Antipoden gegen die Seiten des Embryosackes hin gehen.

Trollius.

Untersuchte Art:

Trollius europaeus L.

Bis jetzt sind die Antipoden bei *Trollius* nur von Westermaier (97, S. 11) bearbeitet worden und zwar von rein ernährungsphysiologischen Gesichtspunkten aus, ohne Berücksichtigung der Morphologie, ausgenommen die Kerne, welche nach Westermaiers Meinung „durch Teilungen Kerne für das werdende Endosperm erzeugen". Auf die Auffassung Westermaiers erlaube ich mir später zurückzukommen.

Die ersten Entwicklungsstadien der Antipoden bei *Trollius* stimmen mit den bei *Caltha* recht gut überein. Sehen wir uns z. B. einen Embryosack an, in welchem die Komponenten des primären Endospermkerns noch frei im Wandbeleg des Embryosackes liegen! An dem spitz ausgezogenen basalen Ende desselben finden wir die Antipoden als relativ kleine, etwa 30 μ lange Zellen, deren nach dem Inneren des Embryosackes zu gelegenen Wände entweder gerade oder ganz schwach konvex erscheinen. Sie zeigen ein von kleineren Vacuolen durchsetztes Plasma. In der Mitte der Zellen liegt je ein Kern von etwa 10 μ Durchmesser, kugelrund, einnucleolig und reich an Chromatin in kleineren und größeren Körnern, die hauptsächlich an der Peripherie des Kerns gelagert sind. Während der Entwicklung durchlaufen die Antipoden hier wie bei *Caltha* ein etwa keulenförmiges Stadium (Fig. 13), auf welchem sie noch einkernig sind. Die „Köpfe" der Antipoden nehmen ein immer blasigeres Aussehen an. Die Vacuolen des Plasmas sammeln sich jetzt mehr und mehr am oberen Ende der Zellen, wo sie meistens in Ein- oder Zweizahl vorkommen, während der untere Teil der Antipoden von vacuolenfreiem oder vacuolenarmem Plasma fädiger Struktur gefüllt ist. Wie bei *Caltha* entwickeln sich jetzt aus den keulenförmigen Antipoden mehr oder weniger gestreckte, zum größten Teil frei im Embryosack liegende Blasen, deren Wände straff gespannt sind. Die Zahl der Kerne hat sich in jeder Antipode verdoppelt (Fig. 14). Die Art der Entstehung dieser Kerne habe ich nicht beobachten können. Wahrscheinlich ist wohl, daß die Teilung karyokinetisch verläuft. Bis hierher laufen also die Entwicklungsstufen der Antipoden bei *Trollius* und *Caltha*, wenigstens was die äußeren Züge betrifft, ziemlich parallel. Von jetzt an schlagen aber die Antipoden von *Trollius* eine Entwicklung ein, die sich vollständig mit derjenigen der im folgenden zu besprechenden Gattung *Aquilegia* deckt.

Der Embryosack vergrößert sich immer mehr, wobei die denselben umhüllenden Nucelluszellen an Zahl zunehmen. Durch Auflösung des die Antipodenzellen in ihrer Jugend seitlich umschließenden, basalen Nucellusgewebes nimmt der Embryosack nach

unten an Länge zu. Die Auflösung dieses letztgenannten Gewebes geht so weit, daß die Antipoden schließlich von einem recht ansehnlichen Postament getragen werden. Die Antipoden haben aber noch lange nicht die höchste Stufe ihrer Entwicklung erreicht. Der noch ungeteilte primäre Endospermkern hält sich im allgemeinen in der den Antipoden anliegenden Plasmaansammlung auf. Er ist von keiner auffallenden Größe. Die Antipoden sind blasenförmig, zweikernig und besitzen ein vacuoliges, im unteren Teile sich besonders kräftig färbendes Plasma. Die am oberen Ende der Zellen sich anhäufenden Vacuolen fließen zusammen, eine einzige große Vacuole bildend. Die beiden einander dicht anliegenden Antipodenkerne nehmen immer an Größe zu, so auch die Antipoden selbst, welche jetzt eine Länge von 50 μ und eine Breite von 35 μ aufweisen (Fig. 15). Wie gesagt, entsprechen diese Masse aber nicht der Maximalgröße der Antipoden.

Nach der Teilung des primären Endospermkerns strecken sich die Zellen kolossal, der Umfang nimmt auch bedeutend zu, bis sie eine Größe von 150 × 50 μ erreicht haben. Die Kerne der Antipoden zeigen jetzt Neigung zur Verschmelzung miteinander; meistens sind sie schon verschmolzen oder sonst in Degeneration begriffen. Sie sind sehr groß, 30—40 μ lang, oval oder von unregelmäßiger Form, mit großen angeschwollenen, vacuoligen Nucleolen, die Einschnitte und Zeichen der teilweisen Auflösung zeigen. Das Plasma durchzieht in Form feiner Fäden das vacuolige Zelllumen. Der ganze Inhalt der Zellen ist zur Vergrößerung derselben und ihrer Kerne aufgebraucht worden.

Jetzt fängt die endgültige Degeneration der Antipoden an. Die Zellen werden zerdrückt und schließlich aufgelöst und dienen in letzter Instanz dem sich bildenden Endosperm als Nahrung.

Die reifen Samen zeigen keine Reste der Antipodenzellen oder vom Postamente, dessen Zellen nicht besonders widerstandsfähig sind. Da ihre Wände, wie im mikrochemischen Teil der Arbeit gezeigt wird, aus Cellulose bestehen, werden sie bei der Vergrößerung des Embryosackes aufgelöst.

Wie ich am Anfang der Besprechung dieser Gattung zitierte, ist Westermaier der Ansicht, daß die Antipodenkerne sich in späteren Entwicklungsstadien weiter teilen und sich zu Endospermkernen metamorphosieren. Aus meinen obigen Resultaten geht aber unzweideutig hervor, daß diese Meinung vollständig unrichtig ist. Die Antipodenkerne teilen sich, nachdem sie in Zweizahl in jeder Zelle vorhanden sind, nicht mehr. Hier und da kann man ja einen großen Antipodenkern antreffen, dessen Chromatin so angeordnet ist, daß er den Eindruck macht, als wäre er in Fragmentation begriffen. Die Antipodenkerne degenerieren hier in oben erwähnter Weise. Dazu möchte ich noch folgendes zufügen. Bei der Degeneration sammelt sich das Chromatin der Kerne in größeren Stücken oder Klumpen um den Nucleolus herum. Dieser bekommt eine sehr unregelmäßige Form und sieht infolge der großen Zahl der vor der Auflösung auftretenden Vacuolen schwammig aus. Scheinbar wird auch jetzt die Kernmembran aufgelöst, die Chromatin-

klumpen verteilen sich unregelmäßig im früheren Raume des Kerns und verschwinden schließlich, je mehr die Antipoden kollabieren.

Helleborus.

Untersuchte Arten:

Helleborus orientalis Lam.
Helleborus niger L.
Helleborus foetidus L.

Die in den siebziger und achtziger Jahren ausgeführten Untersuchungen über *Helleborus* betreffen alle dieselbe Art, *H. foetidus*. Vesque (91) und Hegelmaier (32) kommen zu ganz verschiedenen Resultaten bezüglich der Zahl der Antipoden. Vesque behauptet, es kämen nur zwei Antipoden vor, die sogar aus einer Zelle hervorgehen sollten, „procédant vraisemblement d'une seule cellule," wie der Verfasser sich ausdrückt. Aus Vesque's Arbeit geht nicht hervor, ob die Zweizahl der Antipoden etwa eine Ausnahme oder die Regel sei. Jedenfalls scheint die Beobachtung des Autors irrtümlich zu sein. Hegelmaier (S. 31), dessen Untersuchungen im selben Jahre wie die von Vesque erschienen, konstatiert regelmäßig drei Antipoden, die „von viel geringerer Dauer als bei den Ranunkeln sind". In seiner Arbeit über den Angiospermen-Embryosack erwähnt Guignard (27) bei der Besprechung von *Helleborus foetidus* die Antipoden nicht. Westermaier (97, S. 8) beschäftigt sich in seinen von ernährungsphysiologischem Standpunkte aus gemachten Studien mit *Helleborus viridis*. Die Morphologie der Antipoden findet aber hier ebensowenig wie in den früheren Arbeiten Berücksichtigung.

Obschon die Form und gegenseitige Lagerung der Antipoden bei den von mir untersuchten *Helleborus*-Arten recht verschieden bei den verschiedenen Spezies ist, ziehe ich es doch vor, alle Arten miteinander zu besprechen. Im folgenden will ich dann die für jede Art charakteristischen Merkmale angeben.

Die drei im unteren Teile des gegen die Basis hin mehr oder weniger zugespitzten oder röhrenförmigen Embryosackes liegenden Antipodenkerne (Fig. 16) umgeben sich relativ spät mit Wänden; bald geschieht das erst nach der Verschmelzung der beiden Polkerne, bald vor der Bildung des primären Endospermkerns. Der letztere Fall ist der seltener vorkommende. Je nach der Art, die wir vor uns haben, begegnet uns jetzt bezüglich der Lagerung der Antipoden ein ganz verschiedenes Bild. *H. orientalis* zeigt seine drei Antipoden entweder in demselben Plan oder auch übereinander gelagert, doch nicht in einer Reihe, sondern im allgemeinen so, daß eine basal und zwei oberhalb dieser liegen (Fig. 18). Bei *H. niger* treffen wir sie immer ohne Ausnahme alle drei in derselben Ebene nebeneinander (Fig. 19) und bei *H. foetidus* schließlich ist die Reihenanordnung typisch (Fig. 17). Es kommt auch andere Lagerungsweise der Antipoden bei *H. foetidus* vor, sowie bei *H. orientalis* z. B., die Anordnung derselben in einer Reihe, wo die eine Antipode über der anderen liegt, ist aber für *H. foetidus* charakteristisch. Somit gehören die Antipoden von *H. niger* dem Typus der meisten

Ranunculaceen an, *H. foetidus* dagegen mehr dem Compositen-Typus. *H. orientalis* nimmt eine Zwischenstellung ein.

Kehren wir zu den ersten Entwicklungsstadien der Antipoden zurück! Die Zellen besitzen hier gar keine hervorragende Größe oder eine besonders in die Augen fallende Form. Die Wände derselben sind gerade und die kugeligen Kerne weisen einen Durchmesser von etwa 10—12—15 μ auf. Die Kerne zeichnen sich auf diesem jungen Stadium durch ein feinkörniges Chromatin aus, welches die in Einzahl vorkommenden Nucleolen umgibt. Das Plasma ist beinahe homogen, also ohne auffallende Menge feinkörniger Substanz, besitzt aber recht häufig einzelne, kleinere Vacuolen, wie Fig. 17 zeigt. Die Größe der Antipoden ist auf diesem Entwicklungstadium eine ganz verschiedene. Bei der reihenweisen Anordnung derselben, wie bei *H. foetidus*, kann man eine Länge von 20—40 μ und eine Breite der Zellen von 20—35 μ messen. In einem Fall, wo zwei der Antipoden oberhalb der dritten lagen, war die Länge 40—50 μ, die Breite dagegen nur 20—25 μ. Messen wir schließlich die Antipoden von *H. niger*, finden wir, daß dieser Art die größten Antipodenzellen zukommt; ich habe z. B. die Länge = 50—60 μ und die Breite = 40—50 μ gefunden.

Die zwischen den Antipoden und der Leitbündelendigung des Funiculus liegenden Zellen zeigen nur selten eine langgestreckte Form. Dagegen bilden sie oft eine aus in Reihen angeordneten Zellen bestehende, zuführende Bahn.

Der primäre Endospermkern wächst jetzt immer mehr. Die Antipoden, welche eine freie Oberfläche haben, frei in den Embryosack hineinragen, bekommen ein blasenförmiges Aussehen. Bei *H. niger* sind die Zellen hier und da mit einem ganz kurzen Stiel in das Nucellusgewebe eingebettet, eine Erscheinung, der wir oft bei den Ranunculaceen begegnen. Der Embryosack vergrößert sich hier wie bei den anderen Arten teils durch Längenwachstum des Nucellus, teils durch Auflösung der seitlich von den Antipoden liegenden Zellen. Die Kerne, welche sich bis jetzt auf einem Maß von 10—12 μ hielten, wachsen bis zu einer Größe von 20 μ an. Das in früheren Stadien feinkörnige Chromatingerüst zeigt sich jetzt aus größeren, an der Peripherie des Kerns liegenden Körnern zusammengesetzt. Die Antipoden von *Helleborus niger* erweisen sich für gewöhnlich als plasmaarm.

Sobald sich der primäre Endospermkern geteilt hat und der jetzt große, ovale Embryosack nur einige wenige, frei im Wandbeleg liegende Endospermkerne enthält, zeigen die Antipoden Neigung zur Degeneration (Fig. 20). Die Wände der Zellen werden gefaltet, die Kerne werden immer undeutlicher und in ihren Umrissen schwerer erkennbar. Sehen wir uns einen Embryosack an, in welchem die Zahl der freien Endospermkerne eine recht große ist, treffen wir an Stelle der Antipoden nur noch einen Klumpen von Plasma, umgeben von ganz zusammengefalteten Membranen (Fig. 21). Von den Kernen ist hier und da ein dunkelblau gefärbter Klumpen mit undeutlichen Umrissen wahrnehmbar. Die besonders starke

Färbung des Plasmas um sie herum zeugt aber davon, daß sie jetzt allmählich aufgelöst werden.

Endlich möchte ich noch auf eine Beobachtung hier aufmerksam machen, die ich nicht nur bei den *Helleborus*-Arten, sondern auch oft bei anderen im folgenden zu erwähnenden Gattungen gemacht habe. In nicht allzu alten Embryosäcken, z. B. kurz vor der Teilung des primären Endospermkerns, besitzen die Nucleolen der Antipodenkerne und vorzüglich des primären Endospermkerns eine oder mehrere Vacuolen, wovon oft eine größere Anzahl kleinerer an der Peripherie des Nucleolus liegen, die um eine große, zentrale Vacuole herum angeordnet sind. Diese große zentrale Vacuole enthält nun oft nach meiner Beobachtung einen oder mehrere nebeneinander quer und kreuz liegende Kristalle von prismenähnlicher oder anderer langgestreckter Form. In mit Magdalarot gefärbten Präparaten nimmt nur die Grundsubstanz der Nucleolen, nicht aber die kristallähnlichen Gebilde, welche dabei farblos, oft stark lichtbrechend erscheinen, eine rötliche Farbe an. Eosin wird auch nicht von ihnen gespeichert. Über die Natur dieser Kriställchen bin ich also nicht im klaren. Nur das scheint mir deutlich hieraus hervorzugehen, daß wir die Nucleolen als „Körper“ von recht heterogener Zusammensetzung ansehen dürfen.

Eranthis.

Untersuchte Art:

Eranthis hiemalis Salisb.

Eranthis ist oft Gegenstand der Untersuchungen über die sich im Embryosack abspielenden Vorgänge gewesen.

In der Literatur finde ich *Eranthis* zum ersten Mal bei Vesque erwähnt (91, S. 264). Dieser Autor hat richtig die enorme Größenzunahme der Antipoden beobachtet. Bald hat er aber eine einzige Antipode mit einem, zwei oder mehreren Kernen gefunden, bald zwei solche Zellen und in diesem Fall vier Kerne in jeder Zelle. Das unrichtige in dieser Beobachtung geht aus den Resultaten meiner Untersuchungen hervor. Guignard bringt in seiner Arbeit vom Jahre 1882 (27) nichts über die Antipoden von *Eranthis*. Dagegen zeichnet er einen Embryosack der betreffenden Pflanze mit drei Antipoden, jede mit einem Kern. Hegelmaier (34, S. 70) ist derjenige Forscher, welcher am einläßlichsten mit den Antipoden von *Eranthis* sich beschäftigt. S. 70 schreibt er über die fraglichen Zellen folgendes: „In Betreff der Antipoden ist zu bemerken, daß ihre großen Kerne konstant schon frühzeitig und schon vor der Befruchtung verdoppelt werden; in einzelnen Fällen werden sogar vier Kerne in einer Zelle gefunden. Die Gesamtzahl der großen, mit ebenfalls großen Nucleolen versehenen Kerne in dieser Zellengruppe ist daher stets wenigstens 6. ...“ Den Vorgang bei der Verdoppelung der Kerne hat Hegelmaier nicht beobachtet.

Im folgenden will ich versuchen, die oben erwähnten Befunde zu vervollständigen. Die frühesten Stadien in der Entwicklung der Antipoden habe ich leider nicht finden können. Die jüngsten Blütenknospen, sogar solche, die noch im Boden steckten, zeigten

einen weit entwickelten Embryosack. Nur in einzelnen Fällen habe ich Embryosäcke beobachten können, deren Polkerne noch unverschmolzen nebeneinander lagen. Auf diesem Stadium sind die Antipoden zweikernig, etwas gestreckt blasenförmig, zum größten Teil von der Basis des Embryosackes umschlossen (Fig. 22). Das Plasma ist körnig, vacuolig. Die Kerne liegen meistens in der Nähe voneinander, sind kugelrund oder oval, einnucleolig und haben etwa 8 μ im Durchmesser. Das Chromatin ist in sehr gut differenzierten, relativ großen Körnern vorhanden. Nach der Verschmelzung der Polkerne, die, wie gesagt, sehr frühzeitig stattfindet, haben die Antipoden schon eine beträchtliche Größe erreicht. Die Länge der Zellen beträgt jetzt etwa 65 μ und die Breite derselben 30 μ.

Man beobachtet, wie auch Hegelmaier (34) angibt, sowohl zwei- wie vierkernige Antipoden (Fig. 23). Dabei ist zu bemerken, daß die Kerne in den ersteren immer etwa doppelt so groß wie die der vierkernigen Zellen sind. Die Kerne der zweikernigen Antipoden messen 20 × 25 μ, die der vierkernigen Zellen etwa 15 × 15 μ. Sie bleiben immer einnucleolig. Das Chromatin ist wie in früheren Stadien in relativ sehr großen Körnern vorhanden. Diese bestimmte Differenzierung des Chromatins führte unwillkürlich die Gedanken auf die von Rosenberg (72) aufgestellte Theorie über die Individualität der Chromosomen. Für eine Prüfung derselben liegt hier ein, wie es scheint, günstiges Objekt in den Antipodenkernen vor; eine solche wäre auch von sehr großem Interesse gewesen. Da ich aber leider die Kernteilungen in den Antipoden nicht beobachten konnte, mußte ich von dem Studium dieses Themas absehen.

Die Nucleolarstoffe nehmen jetzt immer mehr an Menge zu; von Vacuolen sieht man aber keine Spuren. Die Nucleolen färben sich kräftig mit Magdalarot und erscheinen vollständig homogen.

Die unterhalb der Antipoden gelegenen Zellen zeigen keine auffallende Anordnung; sie sind hier und da etwas gestreckt, bilden aber keine als solche anzusprechende Leitungsbahn und zeichnen sich nicht durch lichtbrechende oder gelb gefärbte Membranen aus.

Nach Beginn der Endospermkernbildung tritt auch in dem Plasma der jetzt voluminösen Antipoden eine Veränderung ein. Dieser immer mehr von kleineren und größeren Vacuolen durchsetzte Zellbestandteil bekommt am unteren Ende eine fibröse Struktur, wogegen das dem oberen Teil der Zellen angehörende Plasma vacuolig und körnig erscheint (Fig. 24). Ikeda (46) hat diese Umwandlung des Cytoplasmas auch in den älteren Stadien der Antipoden von *Tricyrtis* beobachtet; er beschreibt aber das Plasma der ganzen Zellen als „fibrillar" (S. 50).

Die Antipoden von *Eranthis* gehören auf diesem Stadium zu den größten der von mir untersuchten Antipodenzellen. Die Länge derselben beträgt etwa 180 μ; die Breite ist gewöhnlich etwa 60 μ. In der Mitte der Zelle, welche jetzt die Maximalgröße erreicht hat, liegt der runde, mit einem großen, ovalen oder kugeligen Nucleolus versehene Kern, welcher hier 35 × 40 μ mißt. Wir sehen das

Chromatin als große, etwas unregelmäßig eckige Körner, die hauptsächlich an der Peripherie gelagert sind. Eine Kernmembran ist auch relativ leicht zu erkennen.

Die Degeneration und schließliche Auflösung dieser voluminösen, aber sehr vacuoligen Antipoden geht sehr rasch vor sich. Oft beobachtet man vor der Bildung eines Endospermgewebes das vollständige Verschwinden der betreffenden Zellen.

Bezüglich der Endospermbildung möchte ich darauf hinweisen, daß eine Ausstoßung von Nucleolarsubstanz bei den Kernteilungen nichts außergewöhnliches ist (Fig. 25 und 26). Hegelmaier (34) hat dieses Moment in der Endospermbildung nicht erwähnt. Wie Fig. 25 zeigt, kommen im während der Kernteilungen mehr grobkörnigen Plasma große Kugeln vor, die sich wie die Nucleolen anderer Zellen färben. Solche rot sich färbende Nucleolarsubstanz treffen wir als Kugeln von verschiedener Größe auch im während der Ruheperiode der Kerne mehr feinkörnigen Plasma des Embryosackes an (Fig. 26). Das Plasma des Embryosackes enthält oft stärkeähnliche Körner von verschiedener Größe.

Auch bei *Eranthis* konnte ich Kristalle oder kristallähnliche Gebilde in der zentralen Vacuole des Nucleolus vom primären Endospermkern beobachten. Ob aber diese Gebilde durch die Fixierung hervorgerufen worden sind oder schon im lebenden Kern existieren, habe ich nicht erforscht. Man findet sie auch oft in den Antipodenkernen und in den Kernen der somatischen Zellen.

Nigella.

Untersuchte Art:

Nigella arvensis L.

Was einem bei dem Studium der Entwicklungsgeschichte der Antipoden von *Nigella* am meisten in die Augen fällt, ist die allmählich seitliche Verlagerung dieser Zellengruppe.

Westermaier (97, S. 5) hat in seiner Arbeit von 1890 recht eingehend die diesbezüglichen Verhältnisse behandelt. Dazu macht er in der zitierten Abhandlung auf alles das aufmerksam, was seine Theorie über die ernährungsphysiologische Bedeutung der Antipoden stützen kann. Dagegen läßt er den inneren Bau der Zellen vollständig unberührt. Hinsichtlich dieser Seite der Antipodenentwicklung informiert uns, wenn auch nur im Vorübergehen, die Arbeit über die Ranunculaceen von Guignard (28). Es heißt in dieser Arbeit S. 398: „A la base du sac, sur la ligne médiane ou sur le coté, se trouvent les trois antipodes, relativement très volumineuses et surélevées sur une sorte de coussinet. Dans les Nigelles, leur noyau est unique et ne paraît pas, comme dans d'autres Renonculacées, ce subdiviser dans le cours de son existence plus durable dans cette famille que dans beaucoup d'autres; car les antipodes persistent pendant un laps le temps assez considerable après la fécondation.“

Obschon in diesen Zeilen von Guignard das wesentlichste und das wichtigste über die Antipoden von *Nigella* enthalten ist, erlaube ich mir hier den Entwicklungsvorgang dieser Zellen und

der in Beziehung zu ihnen stehenden Gewebe zu beschreiben. Es wird auch hierdurch eine irrtümliche Angabe von Westermaier berichtigt werden.

In ihrer jüngsten Entwicklung nehmen die Antipoden bei *Nigella* eine dem Eiapparat gegenüberliegende Stellung ein, sind also an der Basis des eiförmigen, ovalen Embryosackes angeheftet (Fig. 27). Von einer seitlich von den Antipoden tief einschneidenden Erweiterung des Embryosackes ist noch nichts zu bemerken. Der primäre Endospermkern, welcher eben aus seinen Komponenten entstanden ist, hat noch nicht die spätere Größe erreicht und befindet sich bald in der Mitte des Embryosackes, bald an der Antipodengruppe. Der Embryosack hat sich erst so viel auf Kosten des basalen Nucellusgewebes vergrößert, daß die Seitenwände der Antipoden nicht mehr in Berührung mit der Embryosackwand kommen. Die blasenförmigen Zellen ragen frei in den Embryosack hinein. Das zwischen den Antipoden und der Chalaza gelegene Gewebe ist zum größten Teil aus langgestreckten Zellen mit rundlichen oder gestreckten, nach der Chalaza zu größeren Kernen zusammengesetzt. Es sind dies die Zellen, welche Westermaier (97, S. 6) leitende Zellen nennt. Sie sind in keiner Weise durch irgendwelche natürliche Färbung oder Lichtbrechungsvermögen ausgezeichnet; ihre Wände bestehen, wie ich näher im mikrochemischen Teile dieser Arbeit angeben will, aus Cellulose. Die Antipoden zeichnen sich durch ihren Plasmareichtum und durch die auffallende Größe ihrer Kerne aus. Die Zellen messen im Durchschnitt $35 \times 35\ \mu$, während den Kernen, die bei dieser Gattung in jeder Zelle immer in Einzahl vorkommen, gewöhnlich eine Größe von $15 \times 18\ \mu$ zukommt. Die Kerne enthalten in reichlicher Menge feinkörniges Chromatin und einen zentral gelagerten Nucleolus, welcher von einem kleinen, hellen Hof umgeben erscheint.

Die Größe der Antipoden nimmt während der Entwicklung immer zu. Auf einem Stadium, wo der primäre Endospermkern vor seiner Teilung steht, besitzen sie ein Maß von $35 \times 40\ \mu$. Die Kerne vergrößern sich oft langsamer; erst nach der Teilung des primären Endospermkerns kann eine bedeutende Volumenzunahme des Kerns wie überhaupt der Antipoden notiert werden. Der Embryosack zeigt aber ein rasches Wachstum. Wie Fig. 28 zeigt, ist hier schon eine seitlich von den Antipoden liegende kleine Vertiefung zu bemerken, die sich immer mehr durch Auflösung von Nucellusgewebe vergrößert. Die Auflösung erfolgt bald auf der der Raphe abgekehrten Seite, bald auf der anderen. Daß aber diese Erweiterung des Embryosackes nicht allein einseitig, sondern, wenn auch in viel geringerem Grade, anfänglich auch auf der anderen Seite der Antipoden erfolgt, beweist die allmähliche Bildung eines kleinen Postamentes, auf welchem die Antipoden schließlich liegen. Die Auflösung des Nucellus seitlich von den Antipoden geht jetzt so weit, daß diese zuerst eine schief basale Lage bekommen, die sich bald in eine rein laterale verändert. Die auf die Antipoden zu führenden Zellen werden hierbei ganz verdrängt und kollabieren schließlich vollständig. Wahrscheinlich werden sie teilweise auch

aufgelöst. Die Angabe Westermaiers, daß das zuleitende Gewebe bei diesem Auflösungsprozeß erhalten bliebe, wird hierdurch hinfällig. Die Antipoden „sinken" jetzt, so zu sagen, gegen die Seite des Embryosackes hin und verharren hier in kleinerer oder größerer Entfernung vom Eiapparat. Während das Nucellusgewebe auf der einen Seite des Embryosackes aufgelöst wird und gleichzeitig in den äußeren Schichten mit dem Wachstum der Integumente gleichen Schritt hält, streckt sich dasselbe auf der gegenüberliegenden Seite, entweder durch Wachstum oder auch, wie die immer gestrecktere Form dieser Zellen anzeigt, rein mechanisch. Die seitliche Verlagerung der Antipoden bei *Nigella* ist also mit der später zu besprechenden Verschiebung der Lage der Antipodengruppe bei Ranunculus ungefähr gleich zu stellen. Nur bleibt bei Ranunculus das Postament bestehen. Es setzt sich auch aus ganz anderen Zellen zusammen, als dasjenige von *Nigella*. Während dieser Verlagerung nehmen die Antipoden immer mehr an Größe zu. Ihre Maximalgröße (Höhe = 80 μ; Durchmesser im stielförmigen Teil = 25 μ, im blasenförmigen „Kopf" = 80 μ) erreichen die Antipoden vor der Entstehung eines festen Endospermgewebes. Die oben angegebene Größe ist an Zellen gemessen, die nur von einem Wandbeleg mit freien Endospermkernen umgeben waren. Die Antipodengruppe ist hier, wie aus der Fig. 29 ersichtlich ist, breit blasenförmig, mit einer schmalen stielähnlichen Basis. Man kann sich leicht durch die besonders dicke Hyaloplasmaschicht der Zellen verleiten lassen, zu sagen, die Zellmembranen seien von außerordentlicher Dicke. (Westermaier begeht scheinbar diesen Fehler beim Zeichnen der Antipoden von *Helleborus viridis*; siehe 96, Tafel III, Fig. 40!) Wie ein Querschnitt durch die Antipoden von *Nigella* zeigt, sind die Wände derselben aber nicht besonders dick (Fig. 30). Das Plasma ist sehr reichlich vorhanden, besonders im unteren Teil von mehr oder weniger fibrösem Aussehen. Die Kerne halten sich immer in der Mitte auf und zeichnen sich sowohl durch Größe (40 × 30 μ) wie durch ihren Chromatinreichtum aus. Sie befinden sich schon auf dem Anfangsstadium der Degeneration. Ihre Umrisse sind nicht genau zu erkennen, und das Chromatin ist in großen Körnern oder in unregelmäßigen Massen vorhanden. Von den Nucleolen, die sehr vacuolig geworden sind, sieht man nur Reste. In Embryosäcken, die ein einschichtiges Endosperm besitzen, sind die Antipoden zu kugelförmigen Gebilden zusammengedrückt. Die Stiele sind nicht mehr zu sehen. Die übrig gebliebenen Blasen sind aber meistens straff gespannt; hier und da machen sich in den Wänden feinere Falten bemerkbar. Das vacuolenreiche schaumige Plasma und die Kerne zeigen aber deutliche Anzeichen zum Kollapsus. In den Kernen zerfällt das Chromatin in Klumpen. In reifen Samen ist für gewöhnlich von Antipoden nichts mehr vorhanden.

Isopyrum.

Untersuchte Art:

Isopyrum fumarioides.

Die Samenknospen dieser Pflanze sind anatrop und von zwei Integumenten bedeckt. Der ovale Embryosack hat seinen Platz in der oberen Hälfte des Nucellus und zeigt die für einen normalen Embryosack charakteristischen Verhältnisse und Anordnung der innerhalb desselben gelegenen Zellen.

Da mir nicht alle Stadien zur Verfügung standen, fangen wir die Beschreibung der Entwicklung der Antipodenzellen auf dem doch relativ frühen Stadium an, wo der primäre Endospermkern allem Anschein nach eben entstanden ist. Fig. 31 zeigt die Antipoden und den primären Endospermkern vor der Befruchtung. Der Schnitt ist einer jungen Blütenknospe entnommen. Die als gestreckte Blasen ausgebildeten Antipodenzellen, welche immer in Dreizahl vorkommen, zeichnen sich auf dem erwähnten Stadium im Vergleich zu den Antipoden vieler anderer untersuchten Pflanzen auf derselben Altersstufe durch keine besondere Größe aus. Sie haben eine Länge von 20—25 μ und eine Breite, die gewöhnlich 12—15 μ beträgt. Die Antipodengruppe nimmt aber hier schon etwa ein Drittel des kleinen Embryosackes für sich in Anspruch. Sie ist aus in derselben Ebene um eine gemeinsame Achse herum gelagerten Zellen zusammengesetzt. Ihre Kerne sind kugelig und klein (7—8 μ), immer einnucleolig und enthalten Chromatin in Form kleiner, wohl voneinander getrennter Körner, die an der Peripherie der Kerne gehäuft sind. Das reichlich vorhandene Plasma dieser jugendlichen Zellen zeigt nur kleine Vacuolen.

Parallel mit dem Wachstum des Embryosackes vergrößern sich die Antipoden und der primäre Endospermkern allmählich (Fig. 32), sodaß die ersteren schließlich gleich vor der Teilung des primären Endospermkerns eine Form haben, die als sehr langgestreckt blasenförmig bezeichnet werden kann, da ihre Länge 50 μ gegenüber einem Durchmesser von 20 μ ist (Fig. 33). Die Zellen haften nur mit ihrer Basis an der Embryosackwandung. Die Vacuolen des Plasmas befinden sich bald am oberen, bald am unteren Ende, nehmen aber nicht viel an Größe zu. In wenigen Fällen habe ich Antipoden beobachtet, deren Plasma eine einzige, große, am oberen Ende wie bei den später zu besprechenden Papaveraceen gelegene Vacuole enthielt. Das Plasma färbt sich immer intensiver, je älter die Antipoden werden. Ähnlich verhalten sich die Kerne, welche etwa 15 μ im Durchmesser messen; ihre Chromatinkörner werden während der Entwicklung größer und größer.

Die nächste Entwicklungsstufe der Antipoden zeichnet sich durch eine breite und unregelmäßige Blasenform der Zellen aus, deren Plasma jetzt ein mehr fibröses Aussehen angenommen hat (Fig. 34). Die Zellen enthalten oft stärkeähnliche Körner in großer Menge (Fig. 34). Die Kerne der Antipoden bekommen allmählich eine unregelmäßige Form.

Unter den Antipoden sehen wir selten länglich gestreckte Zellen; für gewöhnlich besitzen sie eine isodiametrische oder unregelmäßige Gestalt, die eine Bezeichnung als „Zuleitungsbahn" für das aus ihnen aufgebaute Gewebe eigentlich nicht gestattet. Meiner Meinung nach braucht man aber die Ausdrücke leitendes und nicht

leitendes Gewebe in diesen und ähnlichen Fällen nicht so scharf auseinander zu halten, wie Westermaier (97) will. Diese Zellen dienen bei *Isopyrum* ohne Zweifel wie bei anderen Pflanzen der Leitung für die in den Embryosack eintretenden Nährstoffe — diese gehen wohl wahrscheinlich den kürzesten Weg —, obwohl sie nicht direkt als solche von rein morphologischem Gesichtspunkte aus bezeichnet werden können. Das Gewebe besteht hier aus Zellen, die sich mit Hämatoxylin blau färben. Erst in der späteren Entwicklungsperiode des Embryosackes, wenn die Antipoden schon von einer größeren Anzahl freier Endospermkerne eingeschlossen und teilweise zusammengedrückt worden sind, bildet sich eine Art Säule aus lichtbrechenden Zellen zwischen den Antipoden und der Chalazagegend, wahrscheinlich als Schutz gegen Sprengung des unter der Chalaza gelegenen Gewebes, durch den sich immer mehr erweiternden Embryosack. Diese lichtbrechenden Zellen sind widerstandsfähiger als die mit Cellulosemembranen versehenen. Sie färben sich nicht mit Hämatoxylin.

Bei der Degeneration der Antipoden, die bald vor, bald erst nach der Ausbildung eines einschichtigen Endosperms anfängt, strecken sich die Kerne, sie nehmen eine unregelmäßige Form an (Fig. 35), und die Chromatinsubstanz verteilt sich in größere oder kleinere Körner unregelmäßig innerhalb des Kerns. Die Nucleolen schwellen zuerst an, teilen sich, bekommen Vacuolen und werden endlich aufgelöst.

In den Samen trifft man nur kleinere, auf der aus lichtbrechenden Zellen bestehenden, hier sehr zusammengedrückten Säule liegende Fetzen als Reste der Antipoden.

Bei *Isopyrum* habe ich des weiteren beobachtet, daß der Eikern nicht basal in der Eizelle gelegen ist, sondern daß die Vacuole unterhalb des Kerns zu sehen ist.

Actaea.

Untersuchte Arten:

Actaea spicata L.
Actaea Cimicifuga L.

In der Literatur habe ich keine diese Gattung behandelnde Arbeit angetroffen.

Die *Actaea*-Arten besitzen in ihren jüngeren Entwicklungsstadien der Samenknospe einen ziemlich langgestreckten Embryosack, dessen unterer Teil von der Antipodengruppe eingenommen wird.

Wenn wir mit der Entwicklungsgeschichte der Antipoden auf dem Stadium anfangen, wo der primäre Endospermkern noch recht jung ist, finden wir drei oder vier von der Basis des Embryosackes umklammerte Antipoden vor. Es verhalten sich die Antipoden bei den von mir untersuchten *Actaea*-Arten bezüglich ihrer gegenseitigen Lagerung im Embryosack ganz verschieden, wie ja auch aus den Fig. 36—42 hervorgeht. Nur das ist für die beiden Arten der Gattung gemeinsam, daß die betreffenden Zellen und ihre Kerne während der Wachstumsperiode der Samenknospe immer mehr an Größe zunehmen. Ihre Maximalgröße erreichen sie wie

bei allen von mir untersuchten Pflanzen immer gleichzeitig mit dem Anfangsstadium der Degeneration. Niemals habe ich irgend welche Volumenabnahme der Antipoden oder ihrer Kerne während der Entwicklung des Embryosackes beobachten können.

Die Antipoden von *A. spicata* liegen meistens in derselben Ebene (Fig. 36 und 37) um eine gemeinsame Achse herum angeordnet. Nur in wenigen Fällen hatte ich Gelegenheit. eine andere Lage derselben zu konstatieren. Die Zellen zeigen dann eine gewisse Ähnlichkeit mit der zweiten Art, *A. Cimicifuga*, indem sie mehr oder weniger übereinander gelegen sind (Fig. 38). Auch trifft man Embryosäcke von *A. spicata* an, wo die eine Antipode basal, die anderen zwei — ich habe nämlich bei *A. spicata* niemals mehr als drei Antipoden gefunden — oberhalb dieser liegen.

Anders mit den sowohl in Drei- als Vierzahl vorhandenen Antipoden bei *A. Cimicifuga.* Hier liegen die Zellen immer in verschiedenem Plan, wie in den Ausnahmefällen bei *A. spicata*, die eine mehr oder weniger über die andere gelagert (Fig. 40—42). Haben wir es mit drei Antipoden zu tun, liegen sie entweder in einer Reihe, wie ich die Verhältnisse für *Helleborus foetidus* beschrieben habe, oder es liegt die eine Antipode basal, während die beiden anderen nebeneinander, aber über die basale gelagert sind. Die Vierzahl der Zellen habe ich mehr als Ausnahmefälle beobachtet. Sie lagern dann alle in einer Reihe. Bezüglich der gegenseitigen Lagerung der Antipoden ist also bei den beiden *Actaea*-Arten dasselbe Verhältnis zu konstatieren wie bei den *Helleborus*-Arten. Die Entwicklungsfähigkeit der Zellen, die Ausdauer derselben ist aber eine ganz andere.

Die jungen Antipoden sind von unbedeutender Größe (Fig. 36) mit gegen den Embryosack zu gerader oder oft konkaver Plasmahaut. Das Plasma des Zelllumens entbehrt zwar größerer Vacuolen, ist aber nicht besonders reichlich vorhanden. Die Größe der kugeligen oder ovalen Kerne variiert von 10—12 μ. Feinkörniges Chromatin, dessen Einzelkörner aber recht deutlich voneinander getrennt erscheinen, bildet die Hauptmasse der Kerne, welche immer einnucleolig sind. Die Antipoden nehmen, wie gesagt, mit steigendem Alter immer mehr an Größe zu. Die in derselben Höhe liegenden Zellen von *A. spicata* entwickeln sich dabei zu großen, hier und da mit einem kurzen Stiel versehenen Blasen (Fig. 37 und 39), deren Kerne eine immer grobkörnigere Chromatinsubstanz bekommen. In Fig. 38 fällt uns sofort die blasenförmige Entwicklung der oberhalb der basalen Antipoden gelegenen Zellen auf. Die untere Antipode bleibt mehr in ihrem Wachstum zurück. Ihr Kern ist auch bedeutend kleiner als die der oberen Zellen. Die Maße sind für die oberen Kerne etwa 20 μ Durchmesser, die basalen dagegen 15 μ. Noch größer sind die Kerne der kurz vorher erwähnten, gleich hoch gelegenen, blasenförmigen Antipoden (Fig. 39). Sie haben einen Durchmesser von 25—30 μ, während ihre Zellen 60—70 μ hoch und am breitesten Teile der Blase 40—50 μ sind. Das Chromatingerüst besteht in den ältesten Stadien aus größeren Körnern und Fetzen, die einen kugeligen oder unregelmäßigen

Nucleolus umgeben. Die Größe und der Chromatingehalt der Kerne nimmt immer zu, der Gehalt der Antipoden an Plasma wird aber scheinbar kleiner. Es zeigt auch das Plasma der älteren Zellen viele Vacuolen: es besitzt ein schaumiges Aussehen, das gegen die Basis zu, also im stielförmigen Teile, mehr fibrös erscheint.

Betrachten wir jetzt den Entwicklungsgang der Antipoden bei *Actaea Cimicifuga!* Die im unteren röhrenförmigen Teile des Embryosackes liegenden Zellen sind langgestreckt, die in den Embryosack frei hineinragenden dagegen aufgetrieben blasig. Im allgemeinen nimmt die Größe der Antipoden gegen das Embryosackinnere zu. So auch das Volumen der Kerne. Der Gehalt der Zellen an Plasma verhält sich gerade umgekehrt. Auf die Beziehung zwischen einerseits Größe der Zellen und ihrer Kerne und andererseits Gehalt dieser Zellen an Cytoplasma gestatte ich mir später zurückzukommen. Ich begnüge mich hier damit, die Größenzahlen der Antipoden und ihrer Kerne, wodurch diese interessanten Verhältnisse gut illustriert werden, anzugeben. In Fig. 40 sind drei Antipoden von *A. Cimicifuga* gezeichnet. Die Länge dieser Zellen verhält sich wie 25 : 30 : 40 μ und die Breite wie 15 : 15 : 30 μ. Die Kerne derselben Zellen, auch von unten gerechnet, messen 8 × 12 μ, 12 × 15 μ und 20 × 25 μ. Sehen wir uns jetzt Fig. 42 an, finden wir auch hier dieselbe Beziehung zwischen Größe der Zellen und Größe der Kerne. Die Zahlen brauche ich nicht anzugeben. Die Zeichnungen sprechen eine genügend deutliche Sprache. Fig. 40—42 zeigen auch den nach oben zu abnehmenden Gehalt der Antipoden an Plasma. Die Querwände der im unteren Teile des Embryosackes gelagerten Antipoden sind im allgemeinen konvex, gegen das Innere des Embryosackes zu vorgewölbt. Die Zellen haben aber keinen genügenden Platz, um sich weiter zu vergrößern und wie die oberen Blasenform anzunehmen. Ihr Wachstum ist ein begrenztes.

Bezüglich der Anordnung des Chromatins innerhalb des Kerns ist es sehr interessant zu beobachten, wie diese während des Wachstums der Kerne allmählich eine andere wird. Die kleinen jungen Kerne von *A. spicata* (Fig. 36) besitzen ein feinkörniges Chromatin. Fig. 37 zeigt Antipodenkerne, deren Chromatinsubstanz ein förmliches Netz bildet. Vergleichen wir jetzt diese Figuren mit den Fig. 38 und 39, so sehen wir, daß das an Menge bedeutend zugenommene Chromatin große Körner und Klumpen bildet, die mehr oder weniger frei voneinander liegen. Alle diese Erscheinungen können wir in vielen Fällen in ein und demselben Embryosak von *A. Cimicifuga* beobachten. Man findet hier in einem Embryosack, so zu sagen, die ganze Entwicklung der Antipodenkerne von *A. spicata* rekapituliert (Fig. 40 und 42).

Einmal fand ich die unterste von drei Antipoden bei *A. Cimicifuga* zweikernig (Fig. 43). Diese Zelle entspricht also den beiden untersten Zellen einer vierzähligen Antipodengruppe.

Das die Antipoden teilweise umgebende und ferner an die Basis des Embryosackes anschließende Gewebe besteht aus lichtbrechenden, teils langgestreckten, teils kubischen oder unregelmäßigen Zellen. Hier und da trifft man eine förmliche Leitungsbahn

aus langgestreckten Zellen an, die von den Antipoden bis zur Chalaza zieht. Nur selten beobachtet man ein kleines von diesen Zellen gebildetes Postament.

Wie Fig. 36 veranschaulicht, treten die „Kappen“ der Synergiden bei dieser Gattung durch Hämatoxylinfärbung sehr deutlich zum Vorschein. Sie werden wegen ihres mikrochemischen Verhaltens später besprochen.

Die Degeneration der Antipoden geht bei dieser Gattung ungefähr wie bei den früher erwähnten vor sich. Die Wände der Zellen werden gefaltet. Die Kerne der frei in den Embryosack vorragenden Zellen zeigen in dem Verhalten ihrer Nucleolen und der Chromatinsubstanz die ersten Degenerationserscheinungen. Die Kernkörperchen werden unregelmäßig, sehr vacuolig und das Chromatin bildet fetzenartige, unregelmäßig im Kern verteilte Klumpen (Fig. 44).

In reifen Samen beobachtet man hier und da kleinere, sich kräftig rot und blau färbende Reste der Antipoden, welche auf der ganz zerdrückten, lichtbrechenden Zellengruppe ruhen.

Aquilegia.

Untersuchte Arten:

Aquilegia vulgaris L.
Aquilegia Einseleana F. Schultz.
Aquilegia Chrysantha Hook.
Aquilegia Haenkeana.

Die Samenknospen von *Aquilegia* sind früher von Mottier (62) und Westermaier (97) untersucht worden. Aus der Arbeit von Mottier erfahren wir, daß die Antipoden von *Aquilegia Canadensis* mit „festen Membranen“ versehene, sich enorm vergrößernde, protoplasmareiche Zellen sind. Nach der Meinung Mottiers teilen sich die Kerne der Antipoden durch Fragmentation („multiply by fragmentation“). Westermaier äußert sich nicht über die Antipoden selbst, sondern konstatiert durch chemische Reaktionen die Anwesenheit einer Kutikula um den Nucellus herum und die Verteilung der Stärke innerhalb der Samenknospe von *Aquilegia vulgaris.*

Zu den Angaben Mottiers ist nicht vieles zuzufügen. Die Entwicklung der Antipoden stimmt auch ziemlich mit derjenigen von Trollius überein. Innerhalb der von mir studierten *Aquilegia*-Arten habe ich keinen Unterschied im Bau der Antipoden gefunden.

In relativ jungen Embryosäcken sind die Antipoden noch einkernig, obschon die Polkerne durch Verschmelzung den primären Endospermkern gebildet haben. Man trifft aber auch Embryosäcke an, die vor der Verschmelzung der Polkerne schon zweikernige Antipoden besitzen.

Ich will hier gleich erwähnen, daß es mir nicht gelungen ist, die Teilung der Antipodenkerne weder bei der einen noch bei der anderen Art zu beobachten.

Vor oder gleich nach der Bildung des primären Endospermkerns besitzen die Antipoden eine lange, keulenähnliche Form

(Fig. 45); im Vergleich mit den anderen Arten erreichen die Antipoden bei *A. Einseleana* die größte Länge. Wie gesagt trifft man bald einkernige, bald zweikernige Zellen an. Die Kerne haben einen Durchmesser von höchstens 6—8 μ, sind ein- bis zweinucleolig (Fig. 45) und besitzen ein Chromatingerüst, das aus sehr kleinen, hauptsächlich an der Peripherie der Kerne gelagerten Körnern besteht. Die Größe der Antipoden auf diesem Stadium ist 25—28 × 7—8 μ.

Haben wir es mit einer älteren Entwicklungsstufe der Antipoden zu tun, so z. B. eine kurze Zeit vor der Teilung des primären Endospermkerns, finden wir die Zellen immer zweikernig und von gestreckt blasiger Form (Fig. 46). Die beiden, 5—8 μ langen Kerne liegen einander dicht an, meistens so, daß sie sich mit den Längsseiten berühren. Ihr feinkörniges Chromatin befindet sich ausschließlich an der Peripherie. Die in Einzahl vorhandenen Nucleolen sind deshalb von sehr großen, hellen Höfen umgeben. Das Plasma der Antipoden enthält nur einzelne, größere Vacuolen. Erst mit der Teilung des primären Endospermkerns tritt eine bemerkbare Veränderung sowohl in der Form und der Größe wie in dem inneren Bau der Antipoden ein. Die jetzt kolossal angewachsenen, 80 μ langen und 60 μ breiten Antipoden ruhen auf einem recht hohen Postament, das aus sich blau färbenden, zum größten Teil zusammengefallenen Zellen aufgebaut ist (Fig. 47). Das Plasma der blasenförmigen Antipoden hat eine besonders am oberen Ende sehr vacuolige Struktur. Die Kerne der Antipoden, welche während der ganzen Entwicklung der Zellen nahe beieinander liegen, verschmelzen jetzt oder sind schon miteinander verschmolzen (Fig. 47). Die Nucleolen der Kerne verschmelzen zuletzt. Die alten Antipoden von *Aquilegia* sind also meistens einkernig.

Bis zur Zeit der Degeneration vergrößern sich die Kerne stark und nehmen verschiedene Formen an (Fig. 48 und 49). Die ältesten Kerne einer schon im Absterben begriffenen Antipode besitzen einen Durchmesser von 35—42 μ. Ihr Chromatin ist unregelmäßig in Form von Fetzen und Körnern im Kern verteilt; der Nucleolus zeigt sich als ein großer, angeschwollener, unregelmäßiger Körper, welcher durch den Reichtum an Vacuolen ein schwammiges Aussehen hat.

In den Samen sind die Antipoden nur als formlose Massen vorhanden. Das Postament, welches keine Widerstandsfähigkeit besitzt, ist verschwunden.

Recht oft trifft man in den lebenskräftigen Antipoden von *Aquilegia* große Körner von stärkeähnlicher Natur. Bei *A. Haenkeana* habe ich sogar in jungen Antipoden solche Körner beobachtet, die dieselbe Größe besaßen wie die Kerne derselben Antipoden.

Delphinium.

Untersuchte Arten:

Delphinium nudicaule Torr. et Gray.
Delphinium elatum L.
Delphinium cashmerianum Royle.

Delphinium Consolida L.
Delphinium formosum.
Delphinium grandiflorum L.

In seiner Arbeit über Befruchtung und Zellteilung (80) hat Strasburger die Antipoden von *Delphinium villosum* beschrieben und gezeichnet. Er schreibt S. 38: „Die Gegenfüßlerinnen wachsen hier zu ungewöhnlicher Größe an und umgeben sich gleichzeitig mit festen Cellulosewänden." A. Fischer (21) studierte dieselbe Delphiniumart wie Strasburger und kommt zu denselben Resultaten wie dieser. Ausnahmsweise hat Fischer die Antipoden in Zweizahl gefunden. Westermaier (97, S. 12) beobachtete bei *D. elatum* „die Antipoden im Endospermgewebe wie eingemauert". In seiner Arbeit über die Embryologie der Ranunculaceen äußert sich Mottier (62) über die Antipoden von *D. tricorne* ungefähr wie folgt: „Die Antipoden erreichen eine außerordentliche Größe, verglichen mit den Zellen des Eiapparates ... Sie persistieren eine Zeit nach der Befruchtung; schließlich werden sie aber vollständig resorbiert. Zur Zeit der Befruchtung erscheinen sie auf einem Postament der Chalaza." Mottier hat die Größe der Zellen nicht so enorm gefunden, wie Strasburger sie für *D. villosum* beschreibt. Endlich hat Dunn (18) bei der Behandlung der Embryologie von *D. exaltatum* auch den Antipoden einige Zeilen gewidmet. Ich zitiere hier das, was sie S. 284 schreibt: „The antipodals, so far as known, do not dissappear, but persist in ever the oldest seeds without any traces of degeneration."

Wenn auch die Resultate meiner Untersuchungen mit den der oben zitierten Autoren der Hauptsache nach stimmen, habe ich doch einige von diesen abweichende Befunde erhalten, auf die ich im folgenden aufmerksam machen will. Wie bei *Aquilegia* findet man auch innerhalb dieser Gattung zwischen den einzelnen Arten keine bemerkenswerten Unterschiede in der Morphologie der Antipoden.

Vor der Befruchtung, auf einem Stadium, wo die Polkerne noch nicht verschmolzen sind, erscheinen die Antipoden als blasenförmige, langgestreckte Zellen, die in demselben Plan liegen (Fig. 50). Ihre Länge beträgt 35 μ, bei einer Breite von 12 μ. Sie sind immer einkernig. Die 8 μ großen Kerne liegen meistens in der oberen, blasigen Hälfte der Zellen, sind reich an feinkörnigem Chromatin und haben eine kugelige oder ovale Form. Das Plasma der Antipoden ist auf diesem Stadium nur mit kleineren Vacuolen versehen. Je älter die Zellen werden, desto vacuoliger zeigt sich das Plasma derselben. Fig. 51 zeigt uns zwei Antipoden aus einem älteren Embryosack, in welchem der primäre Endospermkern schon gebildet ist. Die Zellen haben jetzt eine birnförmige Gestalt, die Kerne sind gewachsen und das Plasma sehr vacuolig. Das Chromatin der Kerne bildet immer größere Körner, die aber gewöhnlich peripherische Lage besitzen. Die Kerne haben immer bloß einen Nucleolus, der schon kleinere Vacuolen zeigt.

Die Basis des Embryosackes und das Gewebe zwischen Antipoden und Chalaza wird von Zellen gebildet, deren Membranen lichtbrechend und sowohl in ungefärbten wie in mit Hämatoxylin

gefärbten Präparaten gelblich erscheinen. Bei Delphinium begegnen wir diesen Zellen schon in Samenknospen, deren Embryosäcke erst das vierkernige Stadium erreicht haben. Sie sind meistens langgestreckte und in Reihen angeordnete Elemente und bilden eine direkt auf die Antipoden hinsteuernde Leitungsbahn (Fig. 51). Die in die Basis des Embryosackes eingesenkten Teile der Antipoden sind auch von ähnlichen Zellen umschlossen. Sehen wir uns diese bei starker Vergrößerung an, finden wir ihre Membranen oft in eigentümlichster Weise ungleichmäßig verdickt. Nur gewisse Strecken der Membran einer Zelle sind verdickt, andere Stellen unverdickt oder wenigstens bedeutend dünner. Ich bemerke jedoch, daß die Verdickungen bei Delphinium nicht so beträchtlich sind, wie bei Aconitum, Anemone und anderen Gattungen. Die Übergänge zwischen verdickten und unverdickten Stellen sind allmählich, so daß die Membranen einer solchen Zelle auf dem Schnitt oft ein keilförmiges Aussehen bekommen. Die Membranen besitzen auch Tüpfel.

Bei der Vergrößerung des Embryosackes bleibt dieses Gewebe, da es widerstandsfähig genug gegen die auflösende Tätigkeit des Embryosackplasmas ist, bestehen. Es bildet allmählich ein die Antipoden tragendes Postament (Fig. I), welches im medianen Längsschnitt eine Höhe von etwa 50 μ besitzt. Die Antipoden sind mit ihrer Basis, dem stielförmigen Teil, in dieses Postament eingesenkt. Fig. 52 veranschaulicht die Antipoden auf dem Postament vor der Teilung des primären Endospermkerns, Fig. 53 nach der Bildung einiger Endospermkerne, die frei im Wandbeleg des Embryosackes liegen. Die Volumenzunahme der Zellen und ihrer Kerne ist eine beträchtliche. Die Kerne besitzen hier ein Volumen, das 200—250 mal dasjenige übertrifft, was sie vor der Verschmelzung der Polkerne zeigten. Ihre Länge (Fig. 53 z. B.) beträgt 50 μ und die Breite 25 μ. Das Chromatin der alten sich der Degeneration allmählich nähernden Antipodenkerne ist bald als große Körner und Fetzen vorhanden, bald bildet es ein unregelmäßiges, sich stark tingierendes Netz, innerhalb welchem der große, angeschwollene, vacuolenreiche Nucleolus liegt. Mit der Vergrößerung der Antipoden und ihrer Kerne geht die Zunahme der Zahl und Größe der Plasmavacuolen parallel. Fig. 53 zeigt eine Antipode, wo das halbe Zelllumen von einer einzigen Vacuole eingenommen wird.

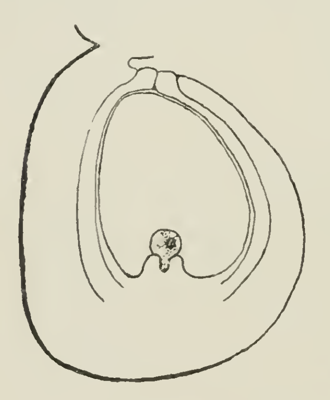


Fig. I. *Delphinium formosum.* Nach der Teilung des primären Endospermkerns. Vergr. 70/1.

Bald früher, bald später lassen die Antipoden bei den Delphiniumarten Zeichen der Degeneration erkennen. Bei *Delphinium formosum* trifft man oft Antipoden, deren Kerne schon vor der Teilung des primären Endospermkerns in Zerfall begriffen sind (Fig. 54). Meistens bleiben die Zellen aber bis zur Ausbildung eines mehrschichtigen

Endosperms erhalten. Sobald der Druck aber, der vom Endosperm ausgeübt wird, sich noch mehr steigert, fallen sie zusammen und werden in den Samen als mehr oder weniger formlose, auf dem zusammengedrückten Postament liegende Massen angetroffen. Die Beobachtung Dunns, nach der die Antipoden auch in den ältesten Samen ohne Zeichen zur Degeneration anzutreffen seien, kann ich also für die von mir untersuchten Arten nicht bestätigen.

Wie ich oben sagte, kommen bei den verschiedenen *Delphinium*-Arten keine größeren Unterschiede im Bau der Antipoden vor. Nur bei *D. grandiflorum* und *D. Cashmerianum* habe ich eine etwas seitliche Lage der Antipoden beobachtet, die in derselben Weise zu stande kommt wie bei den Ranunkeln, also durch ungleichmäßiges Wachstum der Samenknospe. Bei *D. grandiflorum* zerfällt oft der Nucleolus bei der Degeneration in viele kleinere Stücke, eine Beobachtung, die ich bei den anderen *Delphinium*-Arten nicht machte.

Aconitum.

Untersuchte Arten:

Aconitum Lycoctonum L.
Aconitum Napellus L.
Aconitum Stoerkeanum Rchb.

Die Gattung *Aconitum* ist von Westermaier (97) und speziell von Osterwalder (66) bezüglich der Antipoden in so eingehender Weise behandelt worden, daß ich hier nur weniges hinzufügen brauche. Der Vollständigkeit wegen habe ich auch einige Zeichnungen dieser Antipoden beigefügt, um ihren kolossalen Größenzuwachs zu illustrieren.

Westermaier (97) beschreibt die betreffenden Zellen für *A. Lycoctonum* und *A. Napellus* (S. 9). Seine Untersuchung läßt aber, besonders was die Cytologie angeht, vieles zu wünschen übrig. Auch bei *Aconitum* (S. 11), wie früher bei *Trollius*, stellt Westermaier „geteilte Kerne“ in den Antipoden fest. Der Verfasser will gern die Antipoden als Zellen ansehen, die „sich schließlich als physiologisch gleichwertige Elemente dem Endosperm einverleiben“. In Kapitel V seiner Arbeit über die Embryologie von *Aconitum Napellus* bespricht Osterwalder (66) ziemlich vollständig die Entwicklung der Antipoden. Hier, wie in allen nach der Westermaierschen Arbeit vom Jahr 1890 erschienenen Untersuchungen tritt die ernährungsphysiologische Funktion der Antipoden bei der Besprechung in den Vordergrund.

Kurz nach der Bildung des primären Endospermkerns finden wir die Antipoden als keulenförmige Gebilde, deren oberer blasiger Teil frei in den Embryosack hineinragt (Fig. 55). Das Plasma hat eine feinkörnige Struktur und besitzt nur kleinere Vacuolen. Die Kerne sind meistens oval, mit feinkörnigem Chromatin und mit je einem einzigen Nucleolus; die Größe der Kerne beträgt etwa 8—15 μ.

Vor der Teilung des sich bedeutend vergrößernden primären Endospermkerns nehmen die Antipodenzellen eine große, blasige Form an. Ein Postament, gebildet von den an der Basis des Embryosackes liegenden, lichtbrechenden Zellen, kommt allmählich als eine in den Embryosack hineinragende Vorwölbung zum Vorschein. Eine

besondere, reihenweise Anordnung dieser Zellen unter den Antipoden konnte ich niemals beobachten. Die Zellen sind auch nie gestreckt, sondern isodiametrisch oder mehr oder weniger unregelmäßig. Die großen, 130 μ langen Antipoden (Fig. 56) behalten immer ihre basale Lage im Embryosack und lassen an sich einen langen, stielförmigen und einen blasenförmigen Teil erkennen. Die Stiele sind zum größten Teil in das Postament eingesenkt. Im blasigen Kopf der Antipoden liegt der immer in Einzahl vorhandene Kern. Er hat auf diesem Stadium etwa 30 μ im Durchmesser, wächst aber vor der Degeneration so stark, daß sein Volumen dann wenigstens das doppelte beträgt. Die Chromatinsubstanz bildet allmählich größere Körner und Klumpen; die Nucleolen nehmen unregelmäßige Gestalt an, werden vacuolig und sind schließlich nicht immer in ihren Umrissen deutlich zu erkennen. Wenn der Embryosack seine Maximalgröße erreicht hat, sehen wir das Postament in seiner vollen Entwicklung hervortreten. Die Auflösung des Nucellusgewebes seitlich von den Antipoden geht vorläufig nicht weiter. Es bilden sich mehrere Schichten von Endosperm, von denen die Antipoden und das Postament eingeschlossen werden. Die endgültige Degeneration der Antipoden fängt jetzt an. Die Kerne zerfallen in große Chromatinballen und Fetzen, die sich mit Hämatoxylin kräftig blau färben, die Nucleolen werden aufgelöst und das Plasma bildet gleichzeitig mit der vollständigen Zusammenknickung der Zellen fetzenartige Ansammlungen.

In den reifen Samen finden sich nur Reste der Antipoden und des Postamentes; sie liegen zwischen den Endospermzellen, ganz zusammengequetscht und formlos.

Wie ich unter *Delphinium* erwähnte, sind die postamentbildenden Zellen bei *Aconitum* besonders dadurch ausgezeichnet, daß ihre Membranverdickungen recht beträchtlich werden. Die Tüpfel kommen bei *Aconitum* häufiger vor als bei *Delphinium*; sie sind auch bedeutend weiter. Auf die feinere Beschaffenheit dieses Gewebes komme ich später zu sprechen.

Ich hatte oft Gelegenheit im Nucleolus des primären Endospermkerns kristallähnliche Gebilde wie bei *Helleborus* u. a. zu beobachten.

§ Anemoneae.

Anemone.

Untersuchte Arten:

Anemone pennsylvanica L.
Anemone nemorosa L.
Anemone ranunculoides L.
Anemone narcissiflora L.
Anemone Hepatica L.
Anemone alpina L.
Anemone alpina sulphurea.
Anemone Pulsatilla L.

Die *Anemone*-Arten sind diejenigen Ranunculaceen, bei welchen die Antipoden am häufigsten das Interesse der Forscher

erweckten. Sie nehmen auch, besonders wegen des Verhaltens ihrer Kerne, eine sehr interessante Stellung ein.

Guignard (26) bespricht in seiner Abhandlung über die Entwicklung des Embryosackes und die Rolle der Antipoden hauptsächlich den Reichtum der Antipodenkerne an Nucleolen und die Entstehung der ersteren bei *Hepatica triloba*. Später (27) äußert sich derselbe Autor über die nämliche Erscheinung und über den Beginn der Fragmentation, welche aber zu keiner vollständigen Teilung der Kerne führt, sondern an denselben nur tiefere Einschnürungen bewirkt. Das Plasma der Antipoden ist unfähig, sagt Guignard, die Teilung der Kerne hervorzurufen. Nach Mottier (62), welcher *Hepatica acutiloba* untersucht hat, nehmen die Antipoden mit dem Wachstum des Embryosackes „greatly“ an Größe zu. Zur Zeit der Befruchtung enthält jede Zelle 10—12 Kerne „due to fragmentation“. Sobald der Embryo das etwa vierkernige Stadium erreicht hat, fangen die Antipoden, nach Mottier, an zu degenerieren, wobei die Kerne zu einer formlosen Masse verschmelzen. Erst bei Coulter (15) finden wir mitotische Kernteilungen in den Antipoden von *Hepatica acutiloba* beschrieben. Die Karyokinese ist aber, meint der Verfasser, „more or less irreguliar“ (S. 80). Bei *Anemone nemorosa* fand Guignard (28) die Zahl der Antipodenkerne gleich vier.

Als Ausgangstadium bei der Darstellung der Entwicklung für die Antipoden der *Anemone*-Arten wählen wir einen jungen Embryosack, welcher noch einkernige Antipoden besitzt und in dem die Polkerne eben verschmolzen sind. Die Antipoden sind hier klein; sie erscheinen als drei kleine Höcker an der trichterförmigen Basis des Embryosackes. Bald teilen sich die Kerne und zwar durch echte Karyokinese, so daß wir sehr frühzeitig zweikernige Antipodenzellen vorfinden (Fig. 57). Selten trifft man jetzt unter den zwei Kernen einer Antipode einen an mit nur einem Nucleolus, wie dies immer der Fall in einkernigen Antipoden ist. Die Kerne zeigen sich von jetzt ab fast immer zwei- oder mehrnucleolig (Fig. 58) und besitzen eine Größe von 10—18 μ. Sie halten sich immer in der nächsten Nähe voneinander auf, meistens dicht aneinander geschmiegt, so daß die eine Seite des Kerns ganz flach ist. Das Chromatin ist in Form feinster Körner vorhanden. Nur selten habe ich Kerne beobachtet, die auf diesem Stadium grobkörnige Chromatinsubstanz besaßen. Je mehr das Volumen der Antipoden zunimmt — sie erscheinen bald als gestreckte Blasen — desto vacuoliger wird das Plasma der Zellen. Bei *A. Pulsatilla*, deren Antipoden sich nicht mit derselben Schnelligkeit wie die der anderen *Anemone*-Arten entwickeln, habe ich oft sehen können, daß einzelne Antipoden auf dem Einkernstadium bis gleich vor oder nach der Teilung des primären Endospermkerns verharren, um dann wie die Arten mit zweikernigen Zellen, die Kerne sich teilen oder zerfallen zu lassen. Die in Einzahl vorhandenen Kerne von *A. Pulsatilla* vergrößern sich wie die der anderen Arten, die Zahl der Nucleolen nimmt immer zu und der Gehalt an Chromatin wird größer (Fig. 59). Immerhin entwickeln sich jetzt die Antipoden zu großen, langen,

blasen- oder birnförmigen Zellen, deren oberer Teil mehr und mehr in den freien Raum des Embryosackes hineinragt (Fig. 60).

In dem primären Endospermkern, der im allgemeinen mit dem Wachstum der Antipoden gleichen Schritt hält — bei *A. Hepatica* scheint sein Durchmesser für gewöhnlich ein geringerer zu sein als bei den anderen von mir untersuchten Arten — beobachtet man oft kristallähnliche Gebilde in der zentralen Vacuole des großen Nucleolus.

Gleichzeitig mit oder nach der Teilung des primären Endospermkerns zeigt sich der Beginn der auflösenden Tätigkeit des Embryosackes seitlich von den Antipoden. Ein Postament, in dessen schalen- oder trichterförmigen Vertiefung die Stiele der Antipoden eingesenkt sind, tritt immer mehr hervor. Es wird das Postament hier aus ähnlichen Zellen gebildet wie bei *Aconitum*. Eine Zuleitungsbahn zwischen den Antipoden und der Leitbündelendigung des Funiculus wird niemals bei Anemone ausgebildet. Die Zellen dieser Gegend zeichnen sich immer durch ihre unregelmäßige Form aus; das Gewebe stimmt vollständig mit dem von Aconitum überein.

Betrachten wir jetzt einen älteren Embryosack, der etwa 10—15 freie Endospermkerne enthält! Die großen, blasenförmigen, 120 μ langen Antipoden ruhen hier auf einem 50 μ hohen Postament (siehe Fig. VII S. 151!), besitzen straff gespannte Membranen, aber ein sehr vacuoliges Plasma von schaumigem Aussehen. Gleich nach der Teilung des primären Endospermkerns oder erst nach der Entstehung einer größeren Anzahl Endospermkerne steigt die Zahl der Antipodenkerne auf eine recht hohe. Ich zählte von solchen Kleinkernen oder Kernfragmenten bis 12 in einer Zelle. Die Entstehung dieser Kleinkerne geschieht teils durch Fragmentation, teils durch unreine Karyokinese, also eine Art Mitose, bei welcher sich aber die Teilungsvorgänge nicht so klar und deutlich abspielen wie bei der typischen Karyokinese (Fig. 61). Die Nucleolen scheinen bei diesen Teilungen nicht vollständig aufgelöst zu werden, wie aus der Fig. 61 hervorgeht. Ich fasse diese Teilungen als Degenerationserscheinungen auf. In den meisten Fällen zerfallen die Kerne durch Fragmentation (Fig. 62). Wenn hier dazu eine Art Karyokinese vorkommt, die als ein Zwischenglied zwischen Mitose und Amitose betrachtet werden kann, so zeugt das davon, daß die Kerne noch lebenskräftig sind, aber nicht kräftig genug, um sich wie in den Jugendstadien durch echte Mitose zu teilen. „Die Kernteilung erfolgt in lebenskräftigen Zellen," sagt Strasburger (83, S. 852); „die Fragmentation ist hingegen ein eigenmächtig am Zellkern sich abspielender Vorgang, der erst eintritt, wenn der Einfluß des umgebenden Protoplasma auf den Zellkern sinkt . . .; die Fragmentation führt in vielen Fällen nachweislich zu einer baldigen Desorganisation des Zellkerns". Im letzten Teile meiner Arbeit werde ich auf diese Kernteilungen zurückkommen.

Sobald eine größere Anzahl ein- bis mehrnucleoliger und verschieden gestalteter Kernfragmente entstanden sind, geht die Degeneration der Antipoden ziemlich rasch vorwärts. Die Kernstücke

verschmelzen allmählich und bilden schließlich einen in der Mitte der Zelle liegenden Klumpen, der in den letzten Stadien keine oder wenige Nucleolen erkennen läßt, sich aber kräftig färbt. In Embryosäcken mit zwei- bis dreischichtigem Endosperm sind die Antipoden noch nicht zusammengefallen. Die Blasen sind wie in den jüngeren Stadien aufgetrieben, zeigen sich demnach sehr widerstandsfähig.

In den reifen Samen trifft man niemals unversehrte Antipoden. sie sind gewöhnlich vollständig zusammengefallen. Von den Kernen und dem Plasma sind nur Fetzen und sich kräftig färbende Klumpen übrig und die Umrisse der Antipoden anstatt blasig, schlauchförmig und sehr unregelmäßig.

Im Endosperm beobachtete ich oft den auffallenden Größenunterschied zwischen den im unteren Teil des Embryosackes gelegenen Kernen und denjenigen in der oberen Hälfte. Diese Beobachtung scheint mir auch von Wichtigkeit bei der Besprechung der ernährungsphysiologischen Rolle der Antipoden zu sein. Also wird sie auch im folgenden besprochen werden. Ich bringe in der Fig. 63 eine Abbildung von einem in der unteren Hälfte des Embryosackes angetroffenen Riesenendospermkern von *A. Hepatica,* der eine sehr große Zahl Nucleolen besitzt und von sehr unregelmäßiger, lappiger Gestalt ist. Sein größter Durchmesser ist etwa 100 μ.

Clematis.

Untersuchte Arten:

Clematis tubulosa Turcz.
Clematis Atragene L.
Clematis viticella L.
Clematis recta All.
Clematis Flammula L.
Clematis orientalis L.
Clematis alpina (L.) Mill.
Clematis integrifolia L.

Für *Cl. vitalba* gibt Vesque (91, S. 264 u. 92, S. 329 u. Tafel 16, Fig. 11 u. 12) eine, soweit meine Beobachtungen reichen, ganz irrtümliche Lagerung der Antipoden an. Er schreibt in der Erklärung der Fig. 11 Tafel 16: „Au fond du sac embryonnaire, il y a trois vraies antipodes, une inférieure et deux supérieures.“ Meine Auseinandersetzungen im folgenden werden diesen Fehler berichtigen. Guignard (26 S. 201), welcher *Clematis* gleichzeitig mit *Hepatica* in der letztzitierten Arbeit untersucht hat, beschreibt die Antipoden von *Clematis* mit denselben Worten, wie ich sie bei der Beschreibung der *Anemone*-Arten erwähnte. Guignard hat auch die Bildung eines Postamentes und die Vermehrung der Nucleolen der Antipodenkerne beobachtet.

Zuerst berichtige ich die eben erwähnten Angaben von Vesque dahin, daß ich sage, die drei Antipoden liegen bei den von mir untersuchten *Clematis*-Arten in ein und demselben Plan; man darf wohl annehmen, daß *Clematis vitalba* dieselben Verhältnisse in der Lagerung der Antipoden aufweist.

In Embryosäcken, deren Polkerne noch polar gelegen sind, treffen wir kleine einkernige Antipoden, die bald eine mehr hervor-

ragende, gestreckt blasige oder kurz schlauchförmige Gestalt annehmen. Gleich nach der Entstehung des primären Endospermkerns teilen sich die Kerne der Antipoden und zwar durch Karyokinese, wie aus Fig. 64 zu sehen ist.

Wie bei *Anemone* kommt auch hier bei *Chematis* vor, daß die Antipoden einkernig bis nach der Teilung des primären Endospermkerns bleiben (Fig. 65). Immerhin wachsen die Kerne der Antipoden entsprechend der Volumenzunahme ihrer Zellen, unter Vermehrung ihres Chromatingehaltes und der Zahl ihrer Nucleolen. Die früher 8 bis 10 μ großen Kerne zeigen jetzt einen Durchmesser von etwa 30 μ. Die Zahl der Nucleolen steigt auf 25—30. Die Chromatinsubstanz ist bei *Clematis* ebenso feinkörnig wie bei Anemone.

Vor oder gleichzeitig mit der Teilung des primären Endospermkerns können wir an den Antipoden zwei recht scharf voneinander abgesetzte Teile unterscheiden, und zwar den langen, stielförmigen Teil und den noch relativ kleinen, blasenähnlichen Kopf. Der Stiel ist in ein jetzt immer mehr hervortretendes Postament eingesenkt. Schon auf diesem verhältnismäßig jungen Stadium teilen sich die Kerne der Antipoden wieder. In den mehrkernigen Antipoden geschieht dies wie bei Anemone auf mitotischem Wege (Fig. 66), in den einkernig gebliebenen dagegen durch Fragmentation. Ein Anfangsstadium der Zerfallteilung ist in Fig. 67 zu sehen. Fig. 69 zeigt bei starker Vergrößerang einen Antipodenkern in Fragmentation. In demselben Embryosack beobachtete ich eine andere Antipode, deren vier Kerne noch deutlich erkennen ließen, daß sie durch karyokinetische Teilung entstanden waren.

Die mehrkernigen Antipoden entwickeln sich nach der Teilung des primären Endospermkerns zu enormer Größe. Sie ruhen auf einem Postament von 80 μ Höhe. Auf dem Stadium, wo sie ihre Maximalgröße erreicht haben, besitzen die Antipoden eine Länge von 140—150 μ. Der jetzt im Verhältnis zu der Blase kurze, stielförmige Teil der Antipoden mißt im Durchmesser 15—20 μ, während die Blase ein Diameter von 70—75 μ hat (Fig. 68). Das Plasma der Antipoden ist sehr vacuolig, schaumig, dasjenige des Stieles von einer Struktur, die fibrös erscheint.

Die Kerne verschmelzen jetzt mit einander und bilden eine unregelmäßige, sich kräftig färbende Masse, in welcher größere und kleinere Nucleolen verteilt sind. Das Chromatin ist in Fetzen und unregelmäßigen Klumpen vorhanden.

Die Degeneration der Antipoden von *Clematis* verläuft in derselben Weise wie bei Anemone.

Aus den Fig. 72 und 73 geht hervor, wie groß der Unterschied in Größe zwischen den im unteren Teil des Embryosackes (Fig. 72) und den in dem oberen Teil (Fig. 73) gelegenen Endospermkernen ist. Auf diese Verhältnisse komme ich im folgenden zurück.

Myosurus.

Untersuchte Art:

Myosurus minimus L.

Die Antipoden von *Myosurus* finden wir zum ersten Mal in der Literatur in Strasburgers Werk „Die Angiospermen und die Gymnospermen" (81, S. 13) erwähnt. Wir können aber der Arbeit nur die Tatsache entnehmen, daß „drei Gegenfüßlerinnen" bei dieser Pflanze vorkommen. Derselbe Autor (82) schreibt über die fraglichen Zellen in dem Buche über „Zellbildung und Zellteilung" S. 100 folgendes: „Die Gegenfüßlerinnen werden von der sich bildenden Endospermschicht eingeschlossen und bleiben innerhalb derselben auch auf späteren Zuständen noch sichtbar." Die Antipoden bei *Myosurus* sind auch von Mann (58) untersucht worden. Der Verfasser hat eine verschiedene, gegenseitige Lagerung der Antipoden beobachtet, die von der Breite der Embryosackbasis nach der Meinung Manns abhängig ist.

Die in Dreizahl vorhandenen Antipoden nehmen den untersten, spitz ausgezogenen Teil des verkehrt eiförmigen Embryosackes ein. Wenn die kleinen Polkerne noch unverschmolzen sind, zeigen sich die Antipoden als keulenförmige, 20—25 μ lange und 8—10 μ breite Zellen, die immer einkernig und auf diesem Stadium reich an feinkörnigem Plasma sind (Fig. 74). Das Chromatin der Kerne ist in Form kleiner, wohl differenzierter Körner vorhanden, die immer mehr an Größe zunehmen, je mehr die Antipoden und ihre Kerne anwachsen.

Auf dem nächsten Entwicklungsstadium finden wir die Antipoden als blasige Gebilde vor (Fig. 75), deren Kerne sich noch nicht bedeutend vergrößert haben. Auffallend ist doch, daß das Chromatin beträchtlich grobkörniger ist.

In Fig. 76 sehen wir die untere Hälfte eines schon älteren Embryosackes. Einige wenige frei im Embryosackplasma liegende Endospermkerne sind vorhanden. Die breiter gewordenen Antipoden — sie haben jetzt einen Durchmesser von etwa 30 μ, während die Höhe dieselbe geblieben ist — erscheinen hier klein und unbedeutend im Verhältnis zur Größe des Embryosackes. Das Plasma der einkernigen Antipoden wird immer vacuolenreicher. Dagegen nehmen die Kerne ein wenig an Volumen zu; der Chromatingehalt derselben wird reichlicher.

Die Antipoden liegen immer in demselben Plan. Ich habe keinen Fall gefunden, wo die Antipodenzellen, wie es Mann beschreibt, übereinander gelagert waren. Die Zellen zwischen Antipoden und Chalaza zeichnen sich durch keine auffallende Streckung oder Anordnung aus. Sie verhalten sich in dieser Beziehung ganz wie die von Aconitum, zeigen aber im Gegensatz zu diesen keine lichtbrechenden, gelb gefärbten Membran; die Wände werden durch Hämatoxylin blau gefärbt.

In älteren Embryosäcken, die eine größere Anzahl freier Endospermkerne enthalten, trifft man Antipoden, die eine Höhe von 25 μ besitzen (Fig. 77). Dies ist aber auch, meinen Messungen nach, die Maximalhöhe einer Antipode von *Myosurus*. Die Kerne in diesen Antipoden sind 10—12 μ groß, haben also, wenn auch nicht viel, an Volumen zugenommen. Sie sind jetzt auf dem Höhepunkt ihrer Entwicklung angelangt. Die Chromatinsubstanz ist in

relativ großen Körnern zu sehen und das Plasma im allgemeinen am oberen Ende reichlich vorhanden. Der untere Teil derselben erscheint dagegen oft vacuolig.

Über die Degeneration der Antipoden von *Myosurus* ist nicht viel zu erwähnen. Die Zellen werden vom Endosperm eingeschlossen, fallen zusammen (Fig. 78) und bilden schließlich eine formlose Masse.

In den reifen Samen finden sich keine Spuren von den Antipoden mehr vor.

Trautvetteria.

Untersuchte Art:

Trautvetteria palmata (Michaux) Fisch. et Mey.

Die anatrope Samenknospe von *Trautvetteria palmata* enthält einen ovoiden Embryosack, dessen Basis etwas zugespitzt und von lichtbrechenden, gelblichen Zellen umgeben ist. Die untere Hälfte des Embryosackes wird von einer Anzahl Cytoplasmafäden durchzogen, die sich vielfach kreuzen, den halben Embryosack wie mit einem Plasmanetz ausfüllend. In den Plasmaansammlungen dieses Netzes finden wir eine größere Anzahl freier Antipodenkerne, die sich durch ihre geringere Größe von den beiden in demselben Netz aufgehängten Polkernen unterscheiden (Fig. 79). Die freien, einnucleoligen, etwa 10 μ großen Antipodenkerne zeichnen sich durch ihre Chromatinarmut aus. Der in relativ großen Körnern vorhandene Chromatinstoff hat exklusiv peripherische Lage. Die Zahl der Antipodenkerne wechselt von fünf bis neun oder ist noch größer.

Verfolgen wir jetzt das weitere Schicksal dieser Kerne, so finden wir, daß jeder von ihnen während oder gleich nach der Verschmelzung der Polkerne sich von den anderen durch eine dichtere Plasmaschicht abgrenzt. Die Antipoden befinden sich jetzt auf ihrem Primordialstadium. Die Zellen liegen in derselben Höhe, d. h. sie sind alle mit ihrer Basis am unteren Ende des Embryosackes befestigt. Ihre Länge beträgt etwa 30 μ. Die Form ist einer gestreckten Blase ähnlich (Fig. 80). Was einem sofort auffällt, ist die eigenartige Anhäufung vom Cytoplasma am oberen Ende der Antipoden. Der größte Teil der Zelle bildet einen Saftraum. Das Plasma ist feinkörnig. Die Kerne, welche ihren Platz in der polaren Plasmaansammlung haben, wachsen nur sehr langsam. Ihr Chromatingehalt steht ungefähr auf demselben Punkt wie vorhin. Sogar in Embryosäcken, deren primärer Endospermkern sich schon geteilt hat, entdeckt man selten eine auffallende Größenzunahme oder einen höheren Chromatinreichtum der Antipodenkerne. Dagegen haben die Antipodenzellen an Größe zugenommen. Ihre Länge ist etwa 50 μ. Sie haben eine sehr langgestreckte Blasenform und bilden durch ihre große Zahl (Fig. 81 zeigt 11 Antipoden) ein förmliches, den halben Embryosack ausfüllendes Gewebe. Die Kerne liegen immer noch am oberen Ende der Zellen. Das Plasma ist von körniger Struktur. Nur einzelne von den Kernen zeigen sich chromatinreicher und größer als in den jüngeren Stadien. Die

Größe der Kerne ist, wie gesagt, ebensowenig hervorragend wie in der jugendlichen Periode der Antipoden.

Wie sich die Antipoden von *Trautvetteria* bei der weiteren Entwicklung verhalten, hatte ich leider keine Gelegenheit zu studieren, da mir ältere Entwicklungsstadien der Samenknospe fehlten.

Ranunculus.

Untersuchte Arten:

Ranunculus Ficaria L.
Ranunculus falcatus L.
Ranunculus trichophyllus Chaix.
Ranunculus fluitans Lam.
Ranunculus alpestris L.
Ranunculus auricomus L.
Ranunculus glacialis L.
Ranunculus Lingua L.
Ranunculus arvensis L.
Ranunculus acer L.
Ranunculus aconitifolius L.
Ranunculus bulbosus L.
Ranunculus divaricatus Schrk.
Ranunculus montanus Willd.
Ranunculus repens L.
Ranunculus sardous Crantz.
Ranunculus amplexicaulis L.
Ranunculus anemonefolius D. C.
Ranunculus parviflorus L.

In den meisten Arbeiten, welche die Antipoden der Ranunculaceen behandeln, werden die *Ranunculus*-Arten als Beispiele für große und dauerhafte Antipodenzellen angeführt. So schreibt schon Hegelmaier (32) 1878 in seinem die dikotylen Keime behandelnden Werk über die Antipoden der *Ranunculus*-Spezies (S. 9) folgendes: „Allgemein ist den Antipoden eine relativ große Dauerhaftigkeit eigen. Sie nehmen nicht bloß an Volumen zu, sondern ihre Membranen verdicken auch . . .“ Des weiteren macht Hegelmaier auf die Entstehung eines Postaments, „eines zapfenförmigen Vorsprungs“, aufmerksam. Mottier (62) hat auch den Antipoden von gewissen *Ranunculus*-Arten sein Interesse gewidmet. Er beobachtet zwar die beträchtliche Größe der Zellen bei *Ranunculus*, konstatiert aber gleichzeitig, daß diese nicht den enormen Zuwachs und das Volumen zeigen wie z. B. *Aquilegia* u. a. Gattungen. An der Basis der Antipoden hat Mottier tracheidähnliche Elemente gefunden. Wie Hegelmaier hat auch Coulter (15) die in späteren Stadien erfolgende laterale Verlagerung der Antipoden beschrieben. Endlich sind die Antipoden bei *Ranunculus* von Guignard und Lötscher untersucht worden. Guignard (28) geht ziemlich kurz über die betreffenden Zellbildungen hinweg. Er begnügt sich damit, festzustellen, daß die Antipoden bei *R. Cymbalaria* und *R. Flammula* einkernig sind. Lötscher (55) hat, wie früher erwähnt wurde, die ernährungsphysiologische Seite der Antipoden zu viel vor den

Augen gehabt, um gleichzeitig den Zellen ein größeres Interesse in morphologischer Hinsicht abgewinnen zu können.

Der Bau der Antipoden von *Ranunculus* ist bei allen Arten ungefähr derselbe. Bei einer Art strecken sich vielleicht die Zellen auf einem gewissen Stadium mehr in die Länge als bei der anderen; bald wird ein größeres Postament gebildet, bald ein kleineres; die Kerne der einen Art entwickeln sich womöglich nicht so rasch, bleiben vielleicht kleiner als die der anderen usw. Im großen ganzen sind aber diese Abweichungen nicht auffallend genug und von keiner so großen Bedeutung, als daß es notwendig erschiene, die verschiedenen Arten getrennt zu behandeln. Wie bei den im vorhergehenden beschriebenen Gattungen behandele ich also alle *Ranunculus*-Spezies zusammen und werde auf die besonderen Abweichungen, wo solche bei den verschiedenen Arten vorkommen, aufmerksam machen.

Vor der Verschmelzung der Polkerne treffen wir an der gewöhnlich recht breiten Basis des ovalen Embryosackes die immer in Dreizahl vorhandenen Antipoden, welche im allgemeinen als kleine blasenförmige, neben einander in derselben Ebene liegende Höcker erscheinen (Fig. 82). Vor dem Auftreten eines primären Endospermkerns erreichen die Zellen keine bedeutendere Größe. Ihre Länge beträgt 20 μ, ihre Breite etwa 15—20 μ. In jüngeren Stadien sind die Antipoden immer einkernig und bleiben für gewöhnlich so bis zum Anfang der Degeneration. Die blasenförmigen Zellen enthalten ein von kleinen Vacuolen durchsetztes Plasma und kleine, 5—10 μ große, kugelige Kerne, deren Chromatin feinkörnig ist.

Gleich mit der Verschmelzung der Polkerne fängt die eigentliche Entwicklungsperiode der Antipoden an. Die Zellen strecken sich und breiten sich, je nach dem der Nucellus an ihren Seiten aufgelöst wird, aus. Ihre Blasenform halten sie im allgemeinen bis zur Zeit der Degeneration bei. Hie und da trifft man langgestreckte Antipoden an, wie z. B. bei *R. anemonefolius* (Fig. 84). Bei *R. acer* sind die jungen Antipoden niedrig, aber sehr breit (Fig. 83). Fig. 85, 86 und 87 stellen Antipoden von verschiedenen *Ranunculus*-Arten dar, wie sie gleich nach der Bildung des primären Endospermkerns erscheinen. Verfolgen wir jetzt die Entwicklung der Antipodenzellen, so beobachten wir, daß ihr Zuwachs parallel der Volumenzunahme des primären Endospermkerns geht. Die Form der Zellen ist eine mehr oder weniger unregelmäßige Blase, die von der Embryosackhöhle umgeben ist (Fig. 88—92). Das Plasma der Antipoden wird immer vacuoliger und die Kerne chromatinreicher und größer. Das Chromatin erscheint bald in kleineren oder größeren Körnern, bald als ein netzartiges Gerüst, den Nucleolus umgebend. Bei *R. repens* beobachtete ich einmal auf diesem Stadium zweikernige Antipoden (Fig. 89).

Steht die Teilung des großen, primären Endospermkerns bald bevor, messen wir Antipoden von 40—50 μ (Fig. 91—93, 95—96), ja, wie die Fig. 97 zeigt, von 70—75 μ Länge. Die Breite der Zellen wechselt sehr, von 25—70 μ, je nach der Länge derselben.

Eine sehr unregelmäßige Form zeigen oft die Antipoden von *R. bulbosus* (Fig. 91).

In der Regel liegen die Antipoden um eine gemeinsame Achse herum gelagert. Bei *R. Lingua* habe ich aber oft die drei Antipoden in einer Reihe neben einander, wie Fig. 94 es zeigt, beobachten können. Bei *R. Lingua* kommen auch mehr-nucleolige Antipodenkerne vor.

Während die Antipoden an Größe zunehmen, bildet sich auch allmählich ein Postament aus den teils seitlich, teils unter den Antipoden liegenden, gelblichen, lichtbrechenden Zellen aus. Die ersten Anfänge eines solchen Postamentes beobachtet man oft lange vor der Teilung des primären Endospermkerns. Die vollständige Ausbildung geschieht aber meistens erst nach der Entstehung einiger freier Endospermkerne. Die unterhalb der Antipoden anschließenden Zellen dieses Postamentes sind oft langgestreckt, eine zuführende Bahn bildend, gleich oft aber mehr kubisch oder von unregelmäßiger Form. Ihre Membranen und die Verdickungen dieser stimmen ungefähr mit denjenigen von *Delphinium* überein. Die Verdickungen sind demnach nicht so beträchtlich wie bei *Aconitum* u. a.

Die Antipoden begegnen uns also jetzt als große, kurz gestielte oder ungestielte Blasen mit vacuoligem Plasma von teilweise fibröser Natur und großen, ovalen oder kugelrunden, chromatinreichen Kernen, deren Durchmesser bis auf 22 μ steigt. In den Nucleolen der Kerne treten allmählich kleinere und größere Vacuolen auf und die Nucleolen selbst schwellen an und nehmen hie und da eine irreguläre Form an (Fig. 96—98). Das Chromatin kommt als große Körner oder fetzenartige Stücke vor. *R. montanus* zeigt oft auf diesem und späteren Stadien Antipoden, die zwei dicht neben einander liegende Kerne enthalten. In Fig. 97 sind zwei Antipoden gezeichnet, von denen die eine zweikernig, die andere dagegen einkernig ist. Der Kern in der linken Zelle ist, wie auf der Figur sichtbar ist, annähernd doppelt so groß wie jeder der zwei Kerne der rechtsliegenden Antipode. Die schwarzen Punkte in der rechten Antipode sollen oft vorkommende, stärkeähnliche Körner vorstellen.

Erst später, also in Embryosäcken, die einige Schichten Endosperm gebildet haben, erreichen die Antipoden den Höhepunkt ihrer Entwicklung. Die Lage derselben ist dann auch im allgemeinen lateral. Sie ruhen auf einem seitlich in den Embryosack hervorspringenden Postament. Bei mehreren Arten wird auch kein größeres Postament gebildet, es entsteht nur eine kleine Hervorwölbung, welche die Antipoden trägt. Die Antipoden besitzen auf dieser letzten Station ihres Daseins als lebenskräftige Zellen (Fig. 99) eine Länge von 70—90 μ und eine Breite von 70—80 μ. Der Diameter der Kerne ist etwa 40 m. Die letzteren befinden sich jetzt schon in Zerfall und haben daher eine unregelmäßige Form. Die Chromatinsubstanz zerfällt in große Klumpen und die ebenfalls unregelmäßigen Nucleolen werden sehr vacuolig und schwammig. Das Plasma der verhältnismäßig noch lebenskräftigen Antipoden ist, speziell im unteren Teil von fibröser Struktur. Fig. 100 zeigt einen Antipodenkern von

R. flammula, der in Degeneration begriffen ist. Das Chromatin zerfällt in kleine, bandförmige Stücke, die sich kräftig blau färben.

Erst in reifen Samen sind die Antipoden vollständig zu Grunde gegangen. Man sieht hier keine Spuren von ihnen. Nur Teile des zerdrückten Postamentes sind noch zu beobachten.

Thalictrum.

Untersuchte Arten:

Thalictrum aquilegiaefolium L.
Thalictrum minus L.
Thalictrum galioides Nestler.

Mottier und Overton untersuchten die embryologischen Verhältnisse bei verschiedenen *Thalictrum*-Arten.

Mottier (62), welcher Forscher *Th. dioicum* als Objekt verwendete, erwähnt nur ganz kurz, daß die Antipoden bei dieser Art sehr groß seien. Nach Overton (67) sollen die Antipoden von *Th. purpurascens* eine enorme Größe erreichen; sie werden oft so ang und groß, daß sie, wie Overton sagt, „often reach almost to the center of the sac“. Ihre Kerne teilen sich, nach demselben Autor, durch Fragmentation.

Die Antipoden von *Thalictrum* sind entweder von Blasenform oder von Keulenform. Die erstere kommt im allgemeinen *Th. aquilegiaefolium* und *Th. minus* zu (Fig. 101 und 102). Die Antipoden von *Th. galioides* dagegen sind mehr langgestreckt, keulenähnlich (Fig. 103 und 104).

Bei den von mir studierten Arten liegen die Antipoden immer in demselben Plan, wie die *Ranunculus*-Antipoden. Vor der Verschmelzung der Polkerne trifft man sie bald ein-, bald zweikernig (Fig. 101 und 103). Die Kerne haben einen Diameter von 8—10 μ. Wenn die Kerne der Antipoden in den jüngsten Stadien sich nicht geteilt haben, gehen sie auch später keine Teilungen ein. Ein analoges Verhalten zeigen ja die Kerne der Antipoden von *Anemone, Clematis* u. a. Oft habe ich unter den drei Antipoden eines Embryosackes eine einkernige und zwei zweikernige Zellen beobachtet. Fig. 103 illustriert ein solches Beispiel. Bei *Th. aquilegiaefolium* sah ich einmal alle Antipoden einkernig (Fig. 102).

Bei den *Thalictrum*-Arten kommen an der Basis des Embryosackes und zwischen den Antipoden und der Chalaza keine lichtbrechenden, dennoch aber längliche, zuführende Zellen vor.

Nach der Teilung des primären Endospermkerns schlagen die Antipoden eine andere Entwicklung ein als z. B. die von *Ranunculus*. Sie wachsen zu großen, oft 70 μ langen und 50 μ breiten, birnähnlichen Zellen an, die meistens vollständig vom Embryosack umschlossen sind. Nur die obere Seite der im Längsschnitt annähernd keilförmigen Zelle wölbt sich frei in den Embryosack hinein (Fig. 105). (Bezüglich der Größe der Antipoden habe ich niemals einen solchen enormen Zuwachs der Antipoden bei den von mir untersuchten Arten beobachtet, wie Overton für *Th. purpurascens* beschreibt.) Die oft in den jungen Antipoden am oberen Ende gelegenen größeren Vacuolen des Plasmas sind hier

verschwunden und durch eine größere Zahl kleinerer ersetzt worden. Der untere Teil des Plasmas färbt sich besonders kräftig, ungefähr wie bei den basal gelegenen Antipoden von *Actaea Cimicifuga*. Die Kerne. deren Chromatin ein unregelmäßiges Netz bildet, sind 25 μ groß geworden, zeigen aber noch keine eigentlichen Degenerationsspuren.

Anders mit den Antipoden in Embryosäcken, in welchen schon drei bis vier Schichten Endosperm gebildet sind. Hier fangen die Zellen an zu degenerieren; sie werden allmählich vom Endospermgewebe zerdrückt, die Membranen falten sich, das Plasma färbt sich nicht mehr in normaler Weise und die jetzt etwas unregelmäßigen, 35 μ großen Kerne (Fig. 106) zerfallen allmählich. Zuerst wird hierbei die Kernmembran aufgelöst oder gesprengt, die Chromatinsubstanz bildet größere Klumpen und die unregelmäßigen Nucleolen werden immer schwammiger durch die zahlreich auftretenden Vacuolen. Schließlich zerfallen die Nucleolen in mehrere Stücke (Fig. 106). Die Kerne gehen jetzt infolge Zerfalls allmählich vollständig zu Grunde.

Suchen wir in reifen Samen nach Resten der Antipodenzellen, finden wir nur gelbliche, lichtbrechende Massen vor, die an der Basis des von Endosperm vollständig angefüllten Embryosackes liegen.

Adonis.

Untersuchte Arten:

Adonis aestivalis L.
Adonis vernalis L.

Von allen von mir untersuchten Ranunculaceen-Gattungen besitzt *Adonis* die kleinsten Antipoden. Deshalb und auch weil der Embryosack dieser Gattung recht tief und lang ausgezogen ist, können die Antipoden, wenn die Schnitte nicht median getroffen oder nicht dünn genug sind, sehr leicht übersehen werden.

Vesque (92, S. 264) hat auch bloß einmal eine einzige zweikernige Antipode bei *A. vernalis* gesehen. Ob Hegelmaier (34) überhaupt bei *Adonis* Antipoden gefunden hat, ist schwer zu sagen, denn er schreibt bloß folgendes S. 9: „während in der Nähe der Antipoden noch eine einfache Lage Zellen (von Endosperm) besteht. . . .“ Nach meinen Untersuchungen beobachtet man nämlich niemals Antipoden in Embryosäcken, wo schon Endosperm gebildet ist.

Über den Entwicklungsgang der fraglichen Zellen bei *Adonis* ist, wie aus dem vorher Gesagten erhellt, sehr wenig zu sagen. Die Antipoden haben keine so lange und abwechslungsreiche Entwicklung wie die der anderen Ranunculaceen.

Die kleinen, unansehnlichen, immer zu drei vorkommenden Antipoden haben, wie gesagt, ihren Platz an der Basis des Embryosackes und liegen meistens in demselben Plan um eine gemeinsame Achse. Nur einmal habe ich sie, wie in Fig. 107 für *A. aestivalis* dargestellt ist, übereinander gelagert gefunden. In einem anderen Falle fand ich sie bei derselben Pflanze alle drei in einer Reihe

in derselben Höhe angeordnet, so wie ich es im vorhergehenden für *Ranunculus Lingua* beschrieben habe.

Die Zellen sind bald ein-, bald zweikernig (Fig. 109); für gewöhnlich enthalten die kleinen, 3—5 μ langen Kerne mehrere Nucleolen und besitzen eine unregelmäßige, etwas gebogene oder ovale Form. Das Chromatin ist spärlich vorhanden Die anderen Kerne des Embryosackes färben sich immer bedeutend kräftiger.

Die Antipoden wachsen jetzt an, so daß sie eine langgestreckte Form (Fig. 108) und konvexe Wände bekommen. Die Kerne nehmen auch an Größe zu; der Durchmesser derselben ist auf 7 μ gestiegen. Die Chromatinsubstanz vermehrt sich allmählich; in den ältesten Stadien der Antipoden färben sich die Kerne recht kräftig. Das Plasma ist dagegen vacuolenreicher geworden. Größere Kerne als 8 μ habe ich in keinem Fall beobachtet. Die längsten Antipoden werden 25 μ bei einer Breite von 8—11 μ.

Der Beginn der Degeneration der Antipoden ist bei dieser Gattung ein sehr wechselnder. Vergebliche Mühe ist es, nach Antipoden nach der Bildung eines Endosperms zu suchen. Keine Spuren sind davon anzutreffen. Dies ist ja auch zu erwarten. Die Antipoden erreichen hier keine hervorragende Entwicklung, sind also empfindlicher und weniger widerstandsfähig als die der anderen Gattungen der Ranunculaceen gegenüber der auflösenden Tätigkeit des Embryosackes und dem Druck des Endosperms. Kurz nach der Bildung einer geringen Anzahl freier Endospermkerne zeigen auch die Zellen Degenerationserscheinungen. Ja sogar vor der Verschmelzung der Polkerne habe ich degenerierende Antipoden bei *A. aestivalis* beobachtet.

Die Degeneration geht hier wie bei den Antipoden anderer Gattungen vor sich. Die Kerne werden mehr und mehr unregelmäßig. Die Nucleolenzahl nimmt zu; die Nucleolen werden schließlich aufgelöst, und die Kerne erscheinen als unregelmäßige, sich stark färbende Massen, während die Wände der Antipoden zusammengefallen sind und das Plasma derselben vacuolige, schaumige Struktur besitzt (Fig. 110).

Fam. Berberidaceae.

Podophyllum.

Untersuchte Art:

Podophyllum peltatum L.

Obwohl nur wenige Entwicklungsstadien der Samenknospe von *Podophyllum* mir zur Verfügung standen, will ich doch, da die Pflanze embryologisch noch nicht untersucht ist, die für die vorliegende Arbeit wichtigeren Befunde, wenigstens was die Antipodenzellen betrifft, kurz erwähnen.

Der ovale, an den Enden verbreiterte Embryosack von *Podophyllum* ist schon vor der Verschmelzung der beiden Polkerne von beträchtlicher Größe. An seiner breiten Basis liegen die drei Antipoden, welche eine dem Umfang des Embryosackes entsprechende Größe besitzen. Sie sind von unregelmäßig blasiger Form, 35 μ

lang und 30—50 μ breit (Fig. 111). Die Antipoden enthalten je einen Kern, der viel größer und chromatinreicher ist als irgend einer der Kerne des Eiapparats. Der Durchmesser der kugeligen ovalen Kerne beträgt 20—25 μ. Das Chromatin kommt in Form kleiner Körner vor, die den Kern ausfüllen. Die Nucleolen sind schon auf diesem Stadium vacuolig, was darauf hindeutet, daß die Antipoden und ihre Kerne bei dieser Gattung von geringer Widerstandsfähigkeit sind. Das Plasma der Zellen ist auch vacuolig, sogar recht reich an größeren Safträumen.

Sehen wir uns einen Embryosack an, dessen Polkerne schon verschmolzen sind, finden wir, daß die obere Hälfte der Antipode, welche sich in die Länge gestreckt hat, von einer einzigen Vacuole eingenommen wird, während der sehr große und an Chromatin reiche Kern im unteren Teil der Zelle liegt. Schließlich wird das Zelllumen nur von einzelnen Plasmafäden durchzogen. Schon nach der Bildung von 2 Endospermkernen fangen die Antipoden an zu kollabieren. Die Zellen fallen zusammen, die Kerne zeigen sich in ihrer beträchtlichsten Größe, und die Nucleolen werden noch vacuoliger.

Der weitere Verlauf der Entwicklungsgeschichte der Antipoden von *Podophyllum peltatum* muß durch eine neue Untersuchung der Pflanze klargelegt werden.

Als ein Kuriosum möchte ich noch mitteilen, daß ich einmal in ein und demselben Embryosack zwei Eiapparate, zwei primäre Endospermkerne und sieben Antipoden antraf. Alle Zellen und ihre Kerne waren scheinbar normal entwickelt.

Epimedium.

Untersuchte Arten:

Epimedium alpinum L.
Epimedium pinnatum Fisch.

Über die Gattung *Epimedium* ist, soweit mir bekannt ist, bis jetzt nichts in embryologischer Hinsicht gearbeitet worden. Tischler erwähnt nur in seinem Referat (87) der Lötscher'schen Dissertation über die Funktion der Antipoden, daß *Epimedium* nach seinen Untersuchungen in eine der von Lötscher aufgestellten Antipodengruppen eingereiht werden könnte.

Auf dem jungen Stadium, wo die Polkerne in der Nähe des Eiapparats verschmelzen, zeigen sich die Antipoden als langgestreckte Zellen, deren dem Innern des Embryosackes zugekehrte Membranen gerade oder konkav sind (Fig. 112). Sie sind im allgemeinen plasmareich und enthalten nur kleinere Vacuolen. Hier und da besitzt eine Antipode eine größere Vacuole am oberen Ende; dies kommt aber selten bei diesem Alter vor. Die etwa 12—15 μ großen, ovalen Kerne enthalten noch keine größere Mengen Chromatin. Jeder Kern besitzt einen, bisweilen vacuoligen Nucleolus.

Die Antipoden sind von der trichterförmigen Basis des Embryosackes umschlossen. Dieser Trichter wird von gelben, lichtbrechenden, langgestreckten Zellen gebildet, die nach unten gegen

die Chalaza hin von kürzeren, verschieden geformten Zellen derselben chemischen Beschaffenheit fortgesetzt werden. Diese Zellen haben getüpfelte Wände, die ungleichmäßig verdickt wie die bei *Delphinium* u. a. sind.

In der Chalaza der Samenknospe liegt ein Gewebestreifen von ebenfalls gelblichen Zellen zwischen den beiden Enden der Nucelluskutikula. Derselbe, der eine Art Diaphragma zwischen Nucellus und Leitbündelendigung des Funiculus bildet, besteht aus Zellen mit Cellulosewänden, die dicht wie ein Sieb mit Tüpfeln besetzt sind. Dieses Diaphragma von Zellen ist natürlich sehr durchlässig.

Nach der Vereinigung der Polkerne bekommen die Antipoden ein größeres Volumen und ein kräftigeres Aussehen (Fig. 113). Die Wände sind gegen die Embryosackhöhle zu konvex, der Durchmesser der Zellen ist von den früheren 10—15 μ auf 25 μ gestiegen; vor allem zeigen die Kerne eine Zunahme an Größe, indem ihre Länge 18—20 μ beträgt. Der Chromatingehalt der letzteren ist auch gestiegen; die Chromatinkörner erscheinen größer.

Vergleichen wir jetzt Fig. 113, welche ein relativ frühes Stadium in der Embryosackentwicklung darstellt, mit Fig. 115, so fällt uns sofort die gewaltige Vergrößerung auf, die der primäre Endospermkern erfahren hat. Gleichzeitig hiermit beobachten wir, daß die Antipoden etwa die doppelte Länge (80 μ) und die doppelte Breite (35 μ) besitzen. Ihr Plasma zeigt keine größeren Vacuolen, es färbt sich aber schwach und zeigt nicht mehr die körnige Struktur wie früher. Die größte Veränderung haben die Kerne erfahren, welche recht unregelmäßige Gestalt besitzen, aber sehr chromatinreich sind. Die Kerne haben einen Maximaldiameter von 25 μ. Ihre Nucleolen sind sehr vacuolig und von wechselnder Form.

Sobald der primäre Endospermkern sich geteilt hat, obliterieren die Antipoden (Fig. 114). Die Membranen werden schlaff, und die Zellen fallen zusammen in den Trichter. Es entsteht nur selten ein Postament bei dieser Pflanze. Hie und da beobachtet man eine kleine Vorwölbung, die von den lichtbrechenden Zellen gebildet wird; es kommt aber niemals zur Bildung eines solchen Postaments, wie wir es bei *Ranunculus*, *Anemone* u. a. kennen. Das Plasma der degenerierenden Antipoden zerfällt in Fetzen. Die Kerne gehen allmählich der Auflösung entgegen. Ihr Chromatin zieht sich von der Kernmembran zurück und bildet eine Ansammlung von Fetzen innerhalb des Kerns, dessen Nucleolus immer größer und vacuoliger, schließlich aufgelöst wird.

In den Samen von *Epimedium* beobachtet man niemals Reste der Antipoden.

Berberis.

Untersuchte Arten:

Berberis Aquifolium Pursh.
Berberis vulgaris L.

Berberis heteropoda Schrenk.
Berberis Thunbergii D. C.

Die Samenknospen der *Berberis*-Arten bergen einen sehr langen, schmalen Embryosack, an dessen etwas abgerundeter Basis drei kleine Antipoden ihren Platz haben. Zur Zeit der Verschmelzung der Polkerne. die am Eiapparat stattfindet, erscheinen die Antipoden als unbedeutende Zellen (Fig. 116). Auf demselben Stadium, also vor der Befruchtung, kommt es auch vor, daß man die Antipodenkerne noch frei in einer Plasmaansammlung antrifft. Die oben erwähnten Antipodenzellen zeigen schon in ihrer Jugend ein ähnliches Plasma, das sich schwach färbt und oft reich an Vacuolen ist. Die Wände sind gegen den Embryosack zu gerade oder konkav, nur selten schwach konvex, vorgewölbt. Jede Antipode besitzt einen kleinen Kern, welcher etwa 5×5 μ groß ist. Nur schwierig läßt sich in dem geringfügigen, aber chromatinreichen Kern ein Nucleolus nachweisen.

Mit dem Wachstum des Embryosackes und des jetzt entstandenen, meistens ovalen primären Endospermkerns vergrößern sich auch die Antipodenzellen ein wenig (Fig. 117). Ihre Kerne nehmen am meisten an Volumen zu. Der Plasmagehalt bleibt immer gering. Die Größe der Kerne ist jetzt gleich 12×12 μ. Ihre Chromatinsubstanz setzt sich aus kleineren, deutlich erkennbaren Körnern zusammen, die den immer größer werdenden Nucleolus umgeben. Der Nucleolus besitzt oft eine unregelmäßige Form. Das Nucellusgewebe unterhalb des Embryosackes ist aus teils langgestreckten, teils isodiametrischen Zellen aufgebaut.

Die *Berberis*-Arten besitzen wie *Epimedium* in der Chalaza ein Gewebe aus Zellen mit siebartig getüpfelten Membranen.

Je mehr sich der primäre Endospermkern seiner Maximalgröße nähert, desto mehr strecken sich die Antipoden und bekommen eine nach dem Innern des Embryosackes zu immer gewölbtere Oberfläche. Schließlich ragt das oberste Drittel der jetzt sehr voluminösen Antipoden frei in die Embryosackhöhle hinein. Die Antipoden sind dann etwa 90 μ lang, 35 μ breit und enthalten Kerne von 20 μ Durchmesser; die letzteren besitzen ovale Form und sind mit feinkörnigem Chromatin gefüllt (Fig. 118).

Weiter entwickeln sich die Antipoden von *Berberis* nicht. Ihre Membranen sind zu dünn und empfindlich, ihr Plasmagehalt und der davon abhängige Turgor viel zu gering, um dem anwachsenden Endosperm Widerstand leisten zu können. Die Zellen fallen infolge des Druckes des Endospermgewebes zusammen, das Plasma bildet Fetzen und Fäden, und die Kerne werden allmählich das Opfer der Degeneration. Der Chromatinstoff verteilt sich in größeren Klumpen um den vacuoligen Nucleolus herum. Die Kernmembran zerfällt schließlich, und die Kerne werden aufgelöst.

In dem von Endosperm gefüllten Samen von *Berberis* finden sich keine Reste der Antipodenzellen.

Fam. Papareraceae.

§ *Hypecoideae.*

Hypecoum.

Untersuchte Art:

Hypecoum procumbens L.

Nicht der Antipoden wegen, sondern um die ihm so interessant erscheinenden Verhältnisse am Eiapparat klar zu legen, behandelt Hegelmaier (32, S. 42) die Gattung *Hypecoum* in seinem Werk über dikotyle Keime so eingehend. Bezüglich der Antipoden sagt er S. 43 nur, daß der Embryosack „regelmäßig drei in die Plasmaanhäufung des Chalazaendes eingebettete, kernhaltige, in derselben Weise wie bei *Ranunculus* zusammengelagerte Antipoden" enthält. Dagegen widmet der Verfasser der Entwicklung des Eiapparats, insbesondere der Synergiden, ein großes Kapitel. Die Synergiden, welche Hegelmaier mit dem Ausdruck „Eiträgerzellen" bezeichnet, „schlagen ein dem der Antipoden ähnliches Verhalten ein", wie der Verfasser S. 44 schreibt.

Da ich bezüglich der Vorgänge am Eiapparate weniges gefunden habe, was die Untersuchungen von Hegelmaier komplettieren könnte, und diese Verhältnisse übrigens außer den Rahmen meiner Arbeit fallen, trete ich darauf nicht näher ein. Ich bringe nur einige Zeichnungen des Eiapparates und der Kerne der Synergiden, welche zum Vergleich bei der Beurteilung der sich in den Antipoden abspielenden Vorgänge dienen können.

Zur Zeit, da die Polkerne in der Nähe des Eiapparates verschmelzen, finden wir die drei Antipoden als kleine Bläschen an der Basis des Embryosackes (Fig. 119); jede Antipode enthält einen kugeligen, relativ großen Kern. Die Antipoden selbst messen im Längsschnitt 20×25 μ, während ihre Kerne einen Durchmesser von 10—12 μ zeigen. Das Plasma färbt sich kräftig, ist aber reich an Vacuolen, die hauptsächlich peripherisch gelegen sind. In den Kernen beobachten wir verhältnismäßig große Chromatinkörner und einen großen Nucleolus.

Die Synergiden zeigen auf demselben Stadium vor der Befruchtung keine besondere Größe, sie sind viel kleiner als die Antipoden.

Das unter den Antipoden liegende Nucellusgewebe besteht aus isodiametrischen, polygonalen Zellen, denen keine gelbliche Färbung oder Lichtbrechung eigen ist.

Nach der Bildung eines primären Endospermkerns und vor seiner Teilung wachsen die Antipoden noch langsam; sie nehmen wenig an Größe zu. Die Antipodenblasen werden vielleicht ein wenig größer als die Synergiden. Der Größenunterschied gegenüber den früheren Stadien ist aber nicht beträchtlich.

Erst mit der Entstehung einer Anzahl freier Endospermkerne oder vielleicht richtiger mit der Teilung des primären Endospermkerns, die durch die Befruchtung eventuell beschleunigt wird, schlagen die Antipoden und gleichzeitig die Synergiden ein rascheres Wachstum ein. Die Antipoden nehmen hierbei eine blasige, fast kugelige Form

an (Fig. 120), die Synergiden erscheinen als gestreckte, birnähnliche Blasen (Fig. 121). Hegelmaier ist der Meinung, daß der aus der Eizelle hervorgegangene Embryo an einer der Synergiden aufgehängt oder „in die Furche, welche über den gemeinschaftlichen Scheitel der beiden mit ihren Seitenflächen einander angepreßten Eiträgerzellen verläuft und dieselben hier von einander trennt," eingepaßt sei. Meine Beobachtungen zeigen aber, daß der Embryo, wie Fig. 121 zeigt, ganz wie die Synergiden oben am Scheitel des Embryosackes befestigt ist, und zwar scheint er zwischen den Synergiden aufgehängt zu sein.

Die Antipoden sind von einem dicken Plasmabelag des Embryosackes umgeben, welcher zahlreiche, kleine Endospermkerne enthält. Der Plasmagehalt der Antipodenzellen ist bedeutend; besonders färbt sich das am oberen Ende derselben gelegene Plasma kräftig; das untere enthält meistens zahlreiche Vacuolen, wie auch Fig. 121 veranschaulicht. Das größte Interesse lenken die Kerne sowohl der Antipoden wie auch der Synergiden auf sich. Das Synergidenplasma ist vacuolenreich. Je vacuolenreicher es ist, desto größer erscheinen die Kerne, wie auch dann die Synergiden selbst ein viel größeres Volumen zeigen. Vergleichen wir auf diesem Alterstadium die Kerne der Antipoden (Fig. 120) mit denen der Synergiden (Fig. 121), so finden wir erstens das Volumen der Antipodenkerne vielmals größer. Während die Synergidenkerne nur 20×25 μ messen, erreichen die Antipodenkerne eine Größe, die gleich 45×35 μ ist. Zweitens beobachten wir einen großen Unterschied in der Struktur der Kerne. Die beiden Synergidenkerne besitzen ja schon in und für sich eine verschiedene Menge und Anordnung des Chromatins. Der Kern der größeren Synergide, deren Plasma auch vacuoliger ist — eine von den beiden Zellen ist meistens voluminöser — zeigt sich viel chromatinreicher und hat die Chromatinsubstanz in sternförmigen, mit einander in Verbindung stehenden Klumpen angeordnet, während das Chromatin im anderen Synergidenkern wie in gewöhnlichen, jugendlichen Zellen in kleinen Körnern vorkommt. Der Antipodenkern hat eine viel weitere Entwicklung erreicht, was nicht nur die Größe, sondern vor allem die ausgeprägtere, sternförmige Gruppierung des Chromatinstoffes beweist. Die großen Sternchen des Chromatins sind meistens durch feinere Anastomosen mit einander verbunden; es kommt hierdurch ein außergewöhnlich schön gezeichnetes Chromatinnetz zu stande, innerhalb welches der große Nucleolus liegt.

Zur Zeit der Degeneration der blasigen, vacuolenreichen Antipodenzellen, die vor der Ausbildung eines Endosperms anfängt, zeigen die Synergidenkerne, welche auf diesem Entwicklungsstadium der Samenknospe die vorhin erwähnte Größe der Antipodenkerne (50×30 μ, 30×35 μ usw.) erreichen, die ähnliche Anordnung des Chromatins, wie ich es oben für die Antipodenkerne beschrieben habe (Fig. 122 und 123).

Die Degenerationserscheinungen in den Antipoden äußern sich zuerst durch Zusammenfallen der Zellen. Gleichzeitig nehmen die Kerne unregelmäßige Formen an. Die Chromatinsternchen werden kleiner, ziehen sich zusammen, und die Nucleolen lagern sich meistens

vor ihrer Auflösung als irreguläre, stark lichtbrechende Klumpen an die eine Seite des Kerns.

In diesen beiden Fällen riesiger Entwicklung von Zellkernen sehen wir also, wie die Vergrößerung des Volumens und die Anhäufung des Chromatins in den Kernen immer der Größenzunahme der Zellen und vor allem der Abnahme des Plasmas parallel gehen.

Es finden sich in den reifen Samen von *Hypecoum* keine Reste der Antipoden oder der Synergiden.

§ *Papaveroideae.*

Chelidonium.

Untersuchte Art:

Chelidonium majus L.

In der oben unter *Hypecoum* erwähnten Arbeit von Hegelmaier (32) beschreibt der Verfasser auch die Embryologie von *Chelidonium majus.* Wie bei *Hypecoum* behandelt er auch die Antipoden von *Chelidoninm* stiefmütterlich, indem er nur die Anwesenheit „von drei wohl ausgebildeten, einander angepreßten Antipoden mit großen Kernen" konstatiert.

Die Antipoden von *Chelidonium* erreichen in der Entwickelung keine hervorragende Lebenskraft, sie bleiben auf derselben Stufe stehen wie die Antipoden von *Berberis.* Eine relativ ebenso große Widerstandsfähigkeit wie die Antipoden von *Epimedium* zeigen sie selten. Noch weniger kann *Chelidonium* in dieser Hinsicht mit der ihr systematisch viel näher stehenden Gattung *Hypecoum* konkurrieren.

Lange vor der Verschmelzung der beiden Polkerne werden die drei Antipodenkerne von Zellen umgeben, die als kleine blasige Höcker (Fig. 125) an der Basis des Embryosackes erscheinen. Die Zellen sind etwa 8—10 μ hoch und mit einem vacuolenarmen, feinkörnigen Plasma versehen. Im allgemeinen besitzt das Plasma am oberen Ende der Antipoden eine noch kleine Vacuole. Wie wir im folgenden sehen werden, ist dies unter den Papaveraceengattungen eine recht gewöhnliche Erscheinung. Diese einzige, große, polare Vacuole bleibt oft, natürlich unter Volumenzunahme, bis zum letzten Augenblick des Bestehens der Antipoden erhalten. Die Kerne der Zellen sind bei diesem jungen Stadium nur 2—3 μ groß.

Die Basis des Embryosackes ist von einem Trichter aus lichtbrechenden Zellen umgeben, die meistens langgestreckt und von demselben Aussehen sind wie die bei *Delphinium* erwähnten.

Die Antipoden strecken sich jetzt in die Länge und nehmen eine mehr keulenähnliche Gestalt an. Sie ragen teilweise frei in den Embryosack hinein (z. B. Fig. 126).

Zur Zeit der Befruchtung oder, was ungefähr dasselbe zu sein scheint, auf dem Stadium der Verschmelzung der beiden Polkerne ähneln die Antipoden langgestreckten Blasen (Fig. 126). Ihr Plasma ist hier viel vacuoliger als früher: speziell hat die polare Vacuole ihr Volumen vergrößert. Gleichzeitig erscheinen die Kerne, die gewöhnlich in der oberen Hälfte der Antipoden liegen, größer und reicher an Chromatin. Ihr Durchmesser beträgt etwa 8 μ. Die

Kerne nehmen jetzt nach der Entstehung des primären Endospermkerns schnell an Volumen zu. Ihre Zellen bekommen eine immer mehr breit blasige Form.

Die höchste Entwicklung zeigen die Antipoden, nachdem einige Endospermkernteilungen erfolgt sind. Ihre Gestalt ist eine umgekehrt eiförmige, mit zugespitzter Basis. Die Länge der Zellen ist 50—60 μ und ihre größte Breite 30—35 μ. Das Plasma zeigt am oberen Ende eine einzige große oder mehrere kleine Vacuolen.

Um den Degenerationsvorgang der Zellen zu verfolgen, betrachten wir einen Embryosack, dessen Wandbelag schon eine große Zahl freier Endospermkerne aufweist. Die Degenerationserscheinungen sind die für die Antipoden gewöhnlichen. Die großen Kerne werden allmählich unter Zerfall ihres Chromatingerüstes und ihrer Nucleolen aufgelöst, die Zellmembranen werden gefaltet und fallen zusammen. Schließlich verschwinden die Zellen, dem Druck des Endosperms nachgebend, vollständig.

Glaucium.

Untersuchte Art:

Glaucium flavum Crantz.

Die Gattung *Glaucium* ist in bezug auf ihre Embryologie von Hegelmaier (32) studiert worden. Die Antipoden der Pflanze wurden aber nicht näher untersucht. Der Verfasser verzeichnet nur die Tatsache (S. 70), daß die Zahl der Antipoden drei ist.

Glaucium besitzt einen ovoiden, gegen die Chalaza hin zugespitzten Embryosack. Die Basis, an welcher die drei, auf dem Stadium der Verschmelzung der Polkerne 15—20 μ langen, keulenförmigen Antipoden liegen, ist von lichtbrechenden Zellen umgeben, die zu oberst mehr kubische Gestaltung haben, gegen unten zu aber von langgestreckter Form sind. Diese länglichen Zellen strecken sich bis zur Chalaza und bilden also bis dahin eine Art Leitungsbahn. Die Gegend in der Chalaza zwischen den „Leitungszellen“ und der Leitbündelendigung setzt sich aus einem Gewebe zusammen, dessen Komponenten Zellen von isodiametrischer oder unregelmäßiger Form sind.

Wie Fig. 127 zeigt, hat jede Antipode eine polare, in der Jugend sehr kleine Vacuole. Dagegen ist das untere Plasma im allgemeinen vacuolenfrei und färbt sich kräftig. Der Kern hat immer seinen Platz so hoch wie möglich in der Zelle; er liegt für gewöhnlich ganz unter der erwähnten Vacuole. Der Durchmesser der Antipodenkerne beträgt hier 3—5 μ. Von den jüngsten Entwicklungsstufen bis zu den Stadien, wo die Kerne eben anfangen, Zeichen der Hypertrophie zu zeigen, ist das Chromatin in wohl differenzierten Körnern vorhanden (Fig. 127—130).

Betrachten wir nun die Fig. 128 und 129, die verschiedene Altersstufen in der Entwicklung des Embryosackes repräsentieren, ersehen wir aus ihnen, daß den Antipoden auch in den Zwischenstadien polare Vacuolen eigen sind. Zwar ist auch das untere Plasma der Zelle vacuolig, die Größe der Safträume ist aber hier selten in die Augen fallend. Die Antipoden sind 45—50 μ lang.

birn- oder keulenähnlich (Fig. 128); mitunter scheint der Durchmesser der Zellen in der Breite überall ungefähr der gleiche zu sein (Fig. 129). Die Größe der Kerne beträgt etwa 15 μ, ist also viel größer als vor der Bildung des primären Endospermkerns. Der primäre Endospermkern streckt sich im allgemeinen vor seiner Teilung und sein Nucleolus bekommt zu dieser Zeit immer Vacuolen in seinem Innern.

Auf einem Querschnitt (Fig. 130) bietet die Antipodengruppe nichts außergewöhnliches. Die Antipoden liegen einander dicht angeschmiegt; ihre Innenwände verlaufen geradlinig und bilden miteinander einen Winkel von ungefähr 60°. Der Querschnitt jeder Antipode hat die Form eines Sektors.

Schon kurz nach der Befruchtung und der Bildung einiger weniger, freier Endospermkerne erreichen die Antipoden ihre Maximalgröße. Die länglich blasigen, oft bis zur halben Höhe des Embryosackes sich hinaufstreckenden Zellen sind von wechselnder Gestalt, etwa 70 μ lang und 40 μ breit und enthalten große, kugelige oder etwas unregelmäßig geformte Kerne von 25 × 30 μ Größe (Fig. 131). Die Kerne zeigen die gewöhnlichen Merkmale eines alten Antipodenkerns, wie sie für die Papaveraceen charakteristisch sind. Das Chromatin ist wie bei den vorher beschriebenen Gattungen in Form von in der äußersten Peripherie des Kerns liegenden, sternähnlichen Aggregaten vorhanden, die durch feinere Fäden aus Chromatin oder einer anderen Kernsubstanz in Verbindung mit einander stehen. Das große Kernkörperchen zeigt eine oft vacuolige Struktur. Das Plasma der Antipoden erscheint sehr vacuolig. Die polare, große Vacuole ist besonders charakteristisch für die Zellen in den älteren Stadien. Das Plasma zwischen den kleineren Vacuolen im unteren Teile der Antipoden ist dagegen hie und da von einer mehr oder weniger fibrösen Struktur.

Sobald der Wandbelag des Embryosackes mit zahlreichen Endospermkernen angefüllt ist, fangen die Antipoden an zu obliterieren. Die früher konvexen, blasig aufgetriebenen Membranen der Zellen fallen zusammen, werden gerade, konkav und gefaltet, das Plasma wird vacuolenreicher und das Chromatin der Kerne bildet große Klumpen, die sich etwas von der Kernmembran zurückziehen. Der Nucleolus erscheint unregelmäßig, sehr vacuolig und angeschwollen.

Die reifen Samen von *Glaucium* zeigen ein mit Aleuronkörnern und in den peripheren Schichten mit Stärke gefülltes Endosperm. Von Antipoden sind aber keine Spuren zu sehen.

Papaver.

Untersuchte Arten:

Papaver Rhoeas L.
Papaver Argemone L.
Papaver somniferum L.
Papaver bracteatum Lindl.
Papaver hybridum L.
Papaver Persicum Lindl.

Papaver Heldreichii Boiss.
Papaver lateritium C. Koch.
Papaver dubium.

Die *Papaver*-Arten sind bis jetzt nur einmal untersucht worden und zwar 1878 von Vesque (91). Wie es in den meisten von mir studierten embryologischen Arbeiten der Fall ist, werden hier die Antipoden nur kurz behandelt. Der Verfasser hat sein Augenmerk auf andere, ihm wichtiger erscheinende Verhältnisse gerichtet.

An der Basis des ausgezogen ovalen Embryosackes der *Papaver*-Arten treffen wir in der Regel drei in demselben Plan um eine gemeinsame Achse herum gelegene Zellen, die Antipoden. Für gewöhnlich sind sie auf der jüngsten Entwicklungsstufe von keiner bedeutenden Größe (etwa 20 μ lang und 12—15 μ breit) und besitzen eine blasige oder breit keulenähnliche Form (Fig. 132 und 133). In Embryosäcken, deren Polkerne noch frei sind, finden wir die gegen das Embryosackinnere zugekehrten Wände der Antipoden bald gerade, bald konvex und das Plasma der Zellen in größerer oder geringerer Menge vorhanden. Das letztere ist immer mit einigen kleineren oder häufig mit einer relativ großen, polar gelegenen Vacuole versehen. Für gewöhnlich färbt sich das jugendliche, körnige Plasma der Antipoden sehr kräftig. Die Kerne treten uns als kugelige oder ovale oder sogar, wie Fig. 132 zeigt, als birnförmige Körper entgegen, welche fast ausnahmslos in Einzahl vorkommen. Nur ein einziges Mal beobachtete ich in einer Antipode von *Papaver Rhoeas* zwei Kerne. Bezüglich der Anordnung der Chromatinsubstanz ist zu bemerken, daß diese immer als relativ große, oft in regelmäßigen Abständen voneinander an der Peripherie gelagerte Körner vorkommt.

In der Folge der Entwicklung wachsen die Antipoden zu mehr oder weniger gestreckten Blasen an, die bald auf einem noch ganz kleinen Postament erscheinen, bald von der Embryosackbasis vollständig umschlossen sind. Gewöhnlich nehmen die Antipoden eine dem Eiapparat gerade gegenüberliegende Stellung ein. *Papaver dubium* zeigt aber oft Antipoden, die eine schief laterale Lage im Embryosack einnehmen (Fig. 134), was in derselben Weise zu stande kommt wie die Verlagerung der Antipoden bei *Ranunculus*.

Allmählich wird jetzt das Nucellusgewebe an den Seiten der Antipoden aufgelöst, so daß diese schließlich an allen Seiten frei erscheinen (Fig. 134 und 135). Bei *P. Heldreichii* geschieht diese Auflösung gewöhnlich später als bei den andern Arten. Wie Fig. 136 zeigt, sind die Antipoden noch, obwohl der primäre Endospermkern schon gebildet ist, von der Embryosackbasis umschlossen. Das Plasma der Antipoden behält im allgemeinen während der ganzen Entwicklung der Zellen seine körnige Struktur. Die Kerne besitzen oft gleich nach der Vereinigung der Polkerne einen Durchmesser von 18 μ. Die Nucleolen nehmen auch allmählich an Volumen zu, wie aus den Fig. 133, 135 und 136 hervorgeht, ohne Vacuolen in ihrem Innern zu zeigen.

Wie gesagt, erscheinen die Antipoden früher oder später auf einem kleinen Postament. Dieses Postament wird eigentümlicherweise nicht ausschließlich von lichtbrechenden Zellen (wie bei

Ranunculus u. a.) oder von mit Hämatoxylin sich blau färbenden Zellen (wie bei *Nigella* u. a.) gebildet, sondern besteht aus beiden Zellarten. Das Postament bildet eine in den Embryosack hineinspringende, mehr oder weniger kugelige Vorwölbung, die auf der Oberfläche aus gewöhnlichen Zellen mit Cellulosewänden besteht, in der Tiefe aber, ungefähr in der Mitte, eine kleine, aus drei bis fünf oder bei einigen Arten mehreren lichtbrechenden Zellen bestehende Gruppe beherbergt.

Alle Zellen des Postamentes enthalten kleine, sich intensiv blau färbende Kerne. Die lichtbrechenden Zellen sind entweder länglich gestreckt oder weisen eine isodiametrische Form auf.

Sobald ein hügelähnliches Postament entstanden ist, wachsen die Antipoden in den meisten Fällen hauptsächlich in die Breite. Sie umwachsen vollständig den Hügel und schmiegen sich schließlich der Wandung des basalen Endes des Embryosackes an, wobei sie das Aussehen, wie ich es für *P. somniferum* in Fig. 137 dargestellt habe, bekommen. In der Figur ist die kleine Gruppe von lichtbrechenden Zellen besonders angegeben. Das Chromatin der hier 25 μ großen Antipodenkerne bildet große unregelmäßige Körner; die Nucleolen sind sehr vacuolig und angeschwollen.

In den meisten Fällen aber wachsen die Antipoden zu einer viel bedeutenderen Größe an, die an die Antipodenzellen von *Aquilegia* erinnert. Ihre Länge beträgt bis 140 μ und die Breite etwa 90 μ. Das Plasma ist sehr reich an großen Vacuolen und die Kerne haben ihre Maximalgröße, etwa 40×40 μ, erreicht. Das Chromatingerüst hat dasselbe Aussehen wie in den großen Antipodenkernen von *Hypecoum*. Der Nucleolus zeigt eine ganz irreguläre Gestalt, ist gelblich und von einer sehr großen Zahl Vacuolen durchsetzt (Fig. 138).

Die oben beschriebene Form und Größe bekommen die Antipoden der *Papaver*-Arten vor der Ausbildung eines Endosperms. Wenn die Bildung desselben beginnt, fallen die Antipoden schnell zusammen. Die Membranen falten sich, die Kerne werden sehr unregelmäßig und das Plasma zerfällt in Fetzen. Das weitere Absterben der Antipoden verläuft wie bei anderen Papaveraceen.

Die Samen von *Papaver* enthalten keine Spuren der früher so kolossalen Antipoden.

Endlich will ich erwähnen, daß ich sowohl bei *P. Rhoeas* als bei *P. dubium* fünfzellige Antipodengruppen beobachtet habe. Fig. 139 bringt eine dieser Gruppen im Querschnitt. Das Aussehen und die Größe dieser Zellen war dieselbe wie bei dreizelligen Antipodengruppen.

§ *Fumarioideae.*

Dicentra.

Untersuchte Art:

Dicentra spectabilis (L.) D. C.

Ebenso wenig genau bekannt wie die Antipoden der anderen Gattungen der Papaveraceen waren bis jetzt die Antipoden von

Dicentra spectabilis. Aus der Arbeit von Vesque (91) erfahren wir in der Erklärung der Tafelfiguren, daß *Dielytra speciosa* drei den Zellen des Eiapparates gleich große Antipoden besitze.

Leider ist es mir nicht gelungen, die späteren Entwicklungsstadien der Samenknospe zu erhalten, da die Blüten vor oder gleich nach der Befruchtung abfielen. Von Interesse kann es indessen doch sein, wenigstens die ersten Entwicklungsstadien der Antipoden kennen zu lernen. Der Bau der Antipoden von *Dicentra* ist übrigens demjenigen von den im folgenden beschriebenen Gattungen *Corydalis* und *Fumaria* recht ähnlich und wahrscheinlich sind auch die älteren Entwicklungsstufen dieser Zellen bei allen diesen drei Gattungen durch dieselben Merkmale charakterisiert.

Vor oder gleich nach dem Verschmelzungsakt der beiden Polkerne erscheinen die kleinen Antipoden als Zellen an dem basalen, recht spitz ausgezogenen Ende des langen, ein wenig gekrümmten Embryosackes. Sie besitzen eine Länge von 30 μ, aber eine Breite von nur 10—15 μ. Die Form der Antipoden ist demnach langgestreckt, keulenähnlich (Fig. 140). Bald sind die gegen die Embryosackhöhle zu gerichteten Wände der Zellen gerade, bald schwach konvex. Das Plasma ist körnig, auf diesem Stadium in reichlichem Maße vorhanden, mehr selten Vacuolen aufweisend. Wenn solche vorkommen, sind sie im allgemeinen klein und nehmen gewöhnlich eine polare Lage ein. Die Zellen sind immer einkernig. Die Chromatinsubstanz der kugeligen oder ovalen Kerne ist kleinkörnig, hauptsächlich an der Peripherie gelagert. Jeder Kern enthält einen kleinen, kugeligen Nucleolus.

Der primäre Endospermkern wächst an Volumen, nimmt eine mehr gestreckte Form an und ist entweder in der Mitte des Embryosackes aufgehängt oder liegt in einer Plasmaansammlung an der Seite des Embryosackes. Zu der Zeit, wo der primäre Endospermkern seine Maximalgröße erreicht hat, haben die Antipoden eine immer breitere Blasengestalt bekommen (Fig. 141). Sie sind vollständig von der Embryosackbasis umschlossen.

Die Basis des Embryosackes besteht aus lichtbrechenden, langgestreckten Zellen, die hier eine Art Schale bilden und gegen die Chalaza hin von entweder länglichen oder isodiametrischen Zellen fortgesetzt werden. Die Membranen dieser Zellen sind ungleichmäßig verdickt. Meistens erscheinen die Querwände, also die Membranen, die senkrecht zur Längsachse der Samenknospe stehen, dünner als die anderen. Das Plasma der Antipoden zeichnet sich durch seinen Vacuolenreichtum aus. Entweder trifft man immer noch die am oberen Ende gelegene große Vacuole oder dann ist das Plasma von einer größeren Zahl kleinerer Safträume durchsetzt. Die Kerne der bei diesem Alter 50 μ langen Antipoden sind von kugeliger, ovaler oder etwas unregelmäßiger Gestalt und etwa 15 im Durchmesser. Der Chromatingehalt ist gestiegen und die großen Nucleolen fangen schon an, wechselnde Formen zu zeigen.

Die weitere Entwicklung der Antipoden muß durch neue Untersuchungen klargelegt werden.

Corydalis.

Untersuchte Arten:

Corydalis nobilis Pers.

Corydalis Cava Schweigg. et Körte.

Wenn Hegelmaier (32, S. 100) von den Antipoden bei *Corydalis ochroleuca Koch.* schreibt, daß sie von geringer Dauer und Entwicklungsfähigkeit sind, so kann der Verf. sowohl recht als unrecht haben. Vergleicht man die Antipoden der *Corydalis*-Arten mit den von den Scrophulariaceen (3, 76) oder anderen Familien, bei denen die betreffenden Zellen oft vor der Befruchtung aufgelöst werden, muß man sie bei *Corydalis* als sehr resistent erklären. Nehmen wir aber z. B. die *Ranunculus*-Arten, *Delphinium* oder andere Ranunculaceen-Gattungen als Vergleichsobjekte, so ist die Behauptung von Hegelmaier bezüglich der Ausdauer ganz richtig. Was aber die Entwicklungsfähigkeit der Antipodengruppe angeht, finden wir selten unter den von mir untersuchten Familien Antipodenzellen, die eine so enorme Größe erreichen.

Zur Zeit der Vereinigung der Polkerne nehmen die Antipoden von *Corydalis* nur einen kleinen Teil des Embryosackes ein. Die länglichen Zellen, deren Plasma im allgemeinen nur eine am oberen Ende gelegene Vacuole enthält, besitzen gerade oder schwach konvexe Innenwände und sind immer einkernig.

Nach der Verschmelzung der Polkerne erscheinen die Antipoden als lange, keulenförmige, recht schmale Zellen, deren nach dem Innern des Embryosackes gekehrte Membranen sich mehr vorwölben, mehr blasig aufgetrieben werden (Fig. 142). Das Plasma wird vacuoliger; die größeren Vacuolen fangen schon an, sich bemerkbar zu machen und die kugeligen Kerne, welche ihren Platz gleich unter den am oberen Ende der Antipoden liegenden Vacuolen haben, sind chromatinreicher geworden. Die Antipoden haben etwa 40 μ Länge, sind aber bloß 10—15 μ breit. Ihre Kerne sind etwa 8 μ groß und enthalten ein an der Peripherie gelegenes körniges Chromatin. Die Nucleolen der Antipodenkerne sind oft auf diesem Stadium relativ groß, aber vacuolenfrei (Fig. 142).

Je mehr die Samenknospe sich durch Wachstum dem campylotropen Typus nähert, desto langgestreckter werden die Antipoden. Sie wachsen in die Länge und Breite und füllen immer das untere Ende des gebogenen Embryosackes aus, von dem sie beständig umschlossen bleiben.

Die Basis des Embryosackes ist hier wie bei *Dicentra* von einer Gruppe lichtbrechender, stark gelb gefärbter Zellen gebildet, die ungleichmäßig verdickte, getüpfelte Membranen aufweisen. Selten besitzen diese Zellen unter den Antipoden eine längliche Form.

Schließlich erreichen die Antipoden eine ganz unregelmäßige, schief gestreckte, blasige Form. Ihre Kerne zeigen dann eine fetzenartige Anordnung des Chromatins. Die Nucleolen werden vacuolig und das Plasma auch immer vacuolenreicher.

Fig. 143 zeigt endlich die Anfangsstadien der Degeneration der Antipoden, die durch das allmähliche Zerfallen der Kernsubstanz in Klumpen und Fetzen, vor allem aber durch das

Verhalten der großen Nucleolen charakterisiert wird. Fig. 143 veranschaulicht Antipoden nach der Befruchtung, nach der Bildung einiger Endospermkerne. Die jetzt im Obliterieren begriffenen Zellen, welche die Maximalgröße besitzen, sind 120—180 μ lang und 40—70 μ breit. Ihre Membranen sind teilweise zusammengefallen. Das Plasma zerfällt in Fetzen und die etwa 50 μ großen Kerne gehen wie die übrigen Teile allmählich zu Grunde. Die nach und nach vor sich gehende Auflösung der Nucleolen ist aber, wie gesagt, sehr charakteristisch. Zuerst nehmen sie eine unregelmäßige Form an; sie sind dann einem gelben, lichtbrechenden Öltropfen ähnlich. Die Zahl der Vacuolen wird immer größer, so daß die Nucleolen schließlich schwammiges Aussehen bekommen. Durch Einschnitte, die immer tiefer werden, zerfallen die Körper jetzt in kleine Stücke, die wie die Kerne und die Antipoden selbst nach und nach aufgelöst werden.

Sobald einige Schichten Endosperm entstanden sind, bilden die Antipoden nur eine formlose Masse.

Fumaria.

Untersuchte Arten:

Fumaria officinalis L.
Fumaria Vaillantii Lois.

Die Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Antipoden von *Fumaria* ist der der *Corydalis*-Arten so ähnlich, daß ich mich ganz kurz fassen kann. Alle in den Tafeln gebrachte Abbildungen von verschiedenen Entwicklungsstadien der Antipoden bei *Corydalis* können für *Fumaria* Geltung haben und umgekehrt.

Hegelmaier (32, S. 121) äußert sich in seiner Arbeit von 1878 über die Antipoden von *F. Vaillantii* folgendermaßen: „Die Antipoden sind groß, kernhaltig, werden bald darauf nach Vacuolenbildung in ihrem Inhalt desorganisiert". Wie relativ diese Ausdrücke „geringe Dauer", „bald darauf", etc. aufgefaßt werden müssen, habe ich unter *Corydalis* schon erwähnt.

Wie bei *Corydalis* nimmt der in früheren Stadien gestreckt ovale Embryosack von *Fumaria* in der Entwicklung eine immer gekrümmtere Form an. In seine Basis sind die langen, keulenförmigen Antipoden eingekeilt, die immer einkernig bleiben (Fig. 144). Auch hier ruhen die basalen Enden der Antipoden in einer Schale von lichtbrechenden Zellen, Membranen die gewöhnlichen, ungleichmäßig verteilten Verdickungstellen aufweisen. Dieses Gewebe ist dem bei *Corydalis* ganz ähnlich.

Das Plasma der Antipoden färbt sich in der Jugend kräftig, besitzt aber immer eine größere Vacuole am oberen Ende, die in späteren Stadien von einer größeren Zahl kleinerer und größerer Safträume begleitet wird. Die Zellen zwischen den Antipoden und der Chalaza sind hier quadratrisch — rundlich isodiametrisch. Von einem eigentlichen Leitgewebe kann man also ebensowenig wie bei *Corydalis* sprechen.

In älteren Stadien zeigen die Antipoden von *Fumaria* dieselbe schlauchförmige Gestalt wie bei *Corydalis.* Die Zellen schmiegen

sich (siehe Fig. 143!) der Embryosackwandung an. Die Kerne nehmen immer mehr an Größe zu, bis sie etwa dasselbe Volumen erreicht haben wie bei *Corydalis* (Fig. 143).

Nach der Ausbildung einer größeren Anzahl im Wandbeleg gelagerten Endospermkerne, desorganisieren die Antipoden. Sie sind dem anrückenden Endosperm ebensowenig widerstandsfähig wie die Antipoden von *Corydalis*.

Fig. 145 veranschaulicht die letzten Degenerationsvorgänge an einem Antipodenkern von *F. officinalis*. Nucleolen nehmen hierbei, wie aus der Figur hervorgeht, die abenteuerlichsten Formen an.

In Embryosäcken mit einer bis zwei Schichten Endosperm sind die Antipoden vollständig zerdrückt. Die Reste der Kerne färben sich intensiv blau und die Nucleolen erscheinen als gelbliche, stark lichtbrechende Massen, welche nur ungern Farbstoff, wie z. B. Magdalarot, speichern.

In reifen Samen findet man keine Spuren von den Antipoden.

2. Überblick der Gestaltung der Antipoden in den besprochenen Gattungen und Familien.

Aus den im speziellen Teil mitgeteilten Resultaten des Studiums der Morphologie der Antipoden geht unzweideutig hervor, daß die betreffenden Zellen innerhalb der untersuchten Familien bezüglich des äußeren Baues, der Zahl und Struktur der Kerne und schließlich der Ausdauer Gebilde von ungemein wechselnder Natur sind.

Von irgendwelcher Gruppierung der Zellen nach Form, Anheftung oder gegenseitiger Lage, Zahl der Kerne oder dergleichen, sehe ich vollständig ab, da eine solche weder von systematischen noch von anderen Gesichtspunkten aus von Wert wäre.

Bei den von mir untersuchten Gattungen haben die Antipoden immer eine im Embryosack basale Lagerung, die nur in einzelnen Fällen (*Nigella*, *Ranunculus* und ausnahmsweise bei einigen *Delphinium*- und *Papaver*-Arten) im Laufe der Entwicklung in eine laterale übergeht.

Die Zahl der Antipoden ist sowohl bei den Ranunculaceen als auch bei den Berberidaceen und Papaveraceen in der Regel drei. *Actaea* und *Trautvetteria* bilden unter den Ranunculaceen Ausnahmen, *Papaver* bei den Papaveraceen, in dem bei diesen Gattungen vier bis mehr Antipoden nicht selten zu beobachten sind.

Es würde zu weit führen, hier auf die Form unserer Zellen im einzelnen einzugehen. Kleinblasige Form zeigen die Antipoden von *Paeonia*, *Helleborus*, *Actaea*, *Myosurus* und *Adonis*. Bei *Caltha*, *Eranthis*, *Isopyrum* und *Thalictrum* treffen wir mehr oder weniger blasig-birnförmige, gestreckte Antipoden, die sich zu langen, breiten, voluminösen Zellen bei *Trollius* und *Aquilegia* entwickeln. Die beiden letzten Gattungen können zusammen mit *Nigella* als Bindeglied zwischen den zuerst erwähnten und den übrigen Ranunculaceen aufgestellt werden, da sie eine Art Postament bilden und *Nigella* eine ausgeprägte, den Ranunceln auch zukommende Blasenform in der Ausbildung der Antipoden aufweist. Die Postament bildenden Gattungen *Delphinium*, *Aconitum*,

Anemone und *Clematis* besitzen alle gestielt blasenförmige Antipoden.

Die Fam. *Berberidaceae* ist ausgezeichnet durch Antipoden, die eine gestreckte und unregelmäßige Blasenform haben.

Zuletzt kommen die Papaveraceen, welche auch in den älteren Entwicklungsstadien recht unregelmäßige Antipoden besitzen, die aber gewöhnlich von breit schlauchähnlicher, mehr schlaffer Gestalt sind.

Die kleinsten Antipoden besitzt *Adonis*, die größten *Eranthis, Aquilegia, Clematis, Papaver* und *Corydalis*.

Mehrkörnige Antipoden kommen unter den Ranunculaceen bei den Unterabteilungen *Helleboreae* und *Anemoneae* vor. Bei den anderen Familien und Unterfamilien beobachtete ich nur ein einziges Mal — bei *Papaver* — mehrkernige Antipodenzellen. Das mehrkernige Stadium der Antipoden geht immer aus dem einkernigen hervor und zwar, wie ich für die meisten Fälle festgestellt habe, durch karyokinetische Teilung des Kerns.

Die Lebens- und Ausdauer der Antipoden ist eine sehr verschiedene. Wie ich aber im speziellen Teil besonders hervorgehoben habe, gehen die Zellen auf einem für jede Gattung im allgemeinen bestimmten Stadium ohne Ausnahme zu Grunde. Sie werden einfach vom Endosperm zerdrückt, aufgelöst und assimiliert.

C. Mikrochemisches.

Im folgenden wird die chemische Beschaffenheit der Antipodenmembranen und derjenigen der postamentbildenden, lichtbrechenden Zellen behandelt, sowie die Mikrochemie des Eiapparates besprochen.

Da in den Untersuchungen der letzten Jahre, welche die ernährungsphysiologische Funktion der Antipoden in den Vordergrund stellen, auch die Kutikularisierung der äußersten Nucellusschicht sowie anderer Teile der Samenknospe vielfach als ein wichtiges Moment besprochen wird, sollen diese Verhältnisse in diesem Kapitel ebenfalls berücksichtigt werden.

Hieran schließe ich die Besprechung mikrochemischer Reaktionen, welche angestellt wurden, um durch Kenntnis der Verteilung der Stärke, des Zuckers usw., Anhaltspunkte zur Beurteilung der ernährungsphysiologischen Tätigkeit der Antipoden zu bekommen.

1. Chemische Beschaffenheit der Antipodenmembranen.

Wie aus der früher besprochenen Literatur hervorgeht, sind die Forscher über die Beschaffenheit der die Antipoden einhüllenden Membranen noch recht divergierender Meinung. Die Antipoden werden bald als Primordial-Zellen, bald als mit fester Cellulosemembran versehene Zellen angesehen. Besonders die einander entgegengesetzten, auf mikrochemische Reaktionen gestützten Resultate Osterwalder's (66) und Lötscher's (55) forderten eine Nachprüfung der Verhältnisse.

Die Reaktionen wurden an Mikrotomschnitten von 10—24 μ Dicke mit Clorzinkjod (60, S. 15) als Reagens ausgeführt. Die Beurteilung der Reaktionen erfolgte nach 5—15 Minuten und nach drei bis vier oder nach 15—20 Stunden Einwirkung der Reaktionsflüssigkeit auf das Objekt. Als Vergleichsobjekte dienten die somatischen Zellen der bezüglichen Samenknospen, deren Zellmembranen, wenn sie aus Cellulose bestanden, auch nach 20 Stunden Einwirkung des Reagens dieselbe Blauviolettfärbung zeigten wie zu Beginn der Experimente. Durch die Ausdehnung der Einwirkungszeit des Reagens erzielte ich gute und leicht zu beurteilende Ergebnisse. Nach 15—20 Stunden ist nämlich das auf einem Objektträger offen gestandene, nur von einem Deckglas bedeckte Chlorzinkjod teilweise entfärbt. Die eventuelle Blauviolettfärbung der Cellulosemembranen ist dann auf dem ungefärbten Untergrund sehr deutlich wahrzunehmen.

In vielen Fällen wurden die auf Objektträger aufgeklebten Schnitte mit Eau de Javelle (60 S. 15) behandelt, sodaß nachher die Ergebnisse der Cellulosereaktion noch leichter zu beurteilen waren.

Ich gebe hier die Resultate der Versuche in aller Kürze wieder.

Paeonia tenuifolia:

Die Antipodenmembranen geben vor der Befruchtung auch bei 20 Stunden Einwirkung des Reagens keine Cellulosereaktion. Nach der Befruchtung erfolgt Blauviolettfärbung der Membranen nach 15 Stunden.

Trollius europaeus:

Kurz nach der Befruchtung nehmen die Membranen nach 15 Stunden eine schwache blaue Färbung an.

Nigella arvensis:

Kurz nach der Befruchtung nach 15 Stunden schwache Blaufärbung, spätere Stadien der Antipoden geben nach derselben Zeit eine kräftige Cellulosereaktion.

Isopyrum fumaroides.

Jüngere und ältere Stadien nach der Befruchtung gaben alle sofort Blauviolettfärbung.

Aquilegia vulgaris:

Nach der Befruchtung geben die Antipodenmembranen nach wenigen Minuten Cellulosereaktion.

Delphinium Consolida:

Vor der Befruchtung tritt keine Blauviolettfärbung mit Cellulosereagenz auf.

Aconitum Napelius:

Die Antipodenmembranen geben auch bei 15 Stunden Einwirkung der Reaktionsflüssigkeit keine Cellulosereaktion vor der

Befruchtung. Nach dieser erfolgt Blauviolettfärbung der Membranen nach 15 Minuten.

Ranunculus acer:

Kurz nach der Befruchtung zeigen die Antipodenmembranen nach 20 Stunden eine bald schwächere, bald kräftigere Blaufärbung.

Thalictrum minus und *Adonis aestivalis:*

Vor der Befruchtung geben die Antipodenmembranen auch nach 20 Stunden Einwirkung des Reagens keine Cellulosereaktion.

Podophyllum peltatum und *Berberis vulgaris:*

Vor der Befruchtung zeigen die betreffenden Membranen keine Blauviolettfärbung. Zur Zeit oder nach der Befruchtung tritt mit Chlorzinkjod eine deutliche kräftige Färbung nach 20 Stunden ein.

Chelidonium majus:

Zur Zeit der Befruchtung zeigen die Antipodenmembranen eine bläuliche (in einigen Fällen) kräftige blauviolette Farbenreaktion.

Glaucium flavum, Papaver somniferum, Dicentra spectabilis, Corydalis Cava und *Fumaria officinalis:*

Vor oder zur Zeit der Befruchtung geben die Antipodenmembranen keine oder ausnahmsweise eine sehr schwache Blauviolettfärbung mit Chlorzinkjod.

Nach der Befruchtung tritt dagegen immer eine sehr deutliche Cellulosereaktion auf.

Aus den Reaktionsresultaten ist der Schluß zu ziehen, daß die Antipoden vor der Befruchtung als Primordialzellen ohne Cellulosemembran aufzufassen sind. Zur Zeit des Pollenschlaucheintritts in den Embryosack oder erst einige Zeit nach der Befruchtung wird die Cellulosemembran der Antipoden angelegt. Den Reaktionen nach zu beurteilen, scheint es mir wahrscheinlich, daß die Cellulose zuerst in den Wänden, welche die Antipoden gegeneinander abgrenzen, entsteht. Erst später wird auch in die Membranen gegen die Embryosackhöhlung Cellulose eingelagert. Doch ist immerhin die Cellulosemembran in ihrer vollständigen Ausbildung relativ frühzeitig vorhanden.

Meine hier mitgeteilten Resultate bestätigen also die Richtigkeit von Osterwalders (66) Ergebnissen an *Aconitum Napellus*, bei welcher Pflanze der Forscher das Vorhandensein einer Cellulosemembran um die Antipoden herum konstatierte. Sie widerlegen aber die Behauptung Lötschers (55), die Membranen beständen aus mit Eiweißstoffen imprägnierter Cellulose.

2. Zuleitendes Gewebe und Postamentzellen.

Wie aus meinen Untersuchungen erhellt, decken sich die Ausdrücke „zuleitendes Gewebe“ und „postamentbildendes Gewebe“ nicht. Ein „Zuleitungsgewebe“ ist nicht immer postamentbildend, aber das aus lichtbrechenden Zellen aufgebaute Postamentgewebe kann oft gleichzeitig als „zuführende Bahn“ ausgebildet sein.

Hier will ich hauptsächlich das aus gelblich und lichtbrechend erscheinenden Zellen aufgebaute Gewebe besprechen. Die Zellen dieses dem Nucellus angehörenden Gewebes sind von sehr wechselnder Form und in allen Richtungen der Samenknospe gestreckt. Das auffallendste Merkmal dieser Zellen sind das Lichtbrechungsvermögen, die Gelbfärbung und die verschiedenartige Verdickungsweise ihrer Membranen. Wie ich bei *Delphinium, Ranunculus* u. a. Gattungen im speziellen morphologischen Teil erwähnt habe, sind die Verdickungen der Membranen bei ihnen nicht so in die Augen fallend wie z. B. bei *Aconitum, Anemone, Clematis* u. a. Fig. II zeigt einige Zellen dieses Gewebes von *Anemone Hepatica.*



Fig. II. *Anemone Hepatica.* Postamentzellen im Längsschnitt. Vergr. 995/1.

Die Verdickungen werden an verschiedenen Stellen der Membran angelegt und gehen meistens allmählich in die dünneren Membranstücke über. Hie und da trifft man Tüpfel. Übrigens können ja auch die unverdickten Stellen der Wand als große, breite Tüpfel betrachtet werden.

Mittels der verschiedensten Reaktionen, die oft wiederholt und an den meisten der untersuchten Gattungen ausgeführt wurden, habe ich konstatiert, daß es sich hier um eine „Verholzung" des Nucellusgewebes zwischen den Antipoden und der Chalazagegend handelt.

Als Reaktionsflüssigkeit wurden gebraucht:

Phlorogluein (60, S. 17).
Anilinhydrochlorat (60, S. 14).
Chlorzinkjod (60, S. 15).
Orcin (Orcin 1 g; Absol. Alkohol 10 cm³; Salzsäure 38 % 10 cm³).

Die Membranen geben mit diesen Reagentien die für diese charakteristischen „Holz"färbungen (rot, gelb, gelbbraun resp. rotviolett). In jüngeren Stadien der Samenknospe tritt die Färbung langsamer ein, mit zunehmendem Alter schneller. Alle diejenigen Gattungen, die in der Gegend zwischen Antipoden und Chalaza keine lichtbrechenden gelblichen Zellen besitzen, geben auch keine „Holz"-reaktion; mit Chlorzinkjod färbt sich dieses Gewebe blauviolett.

Durch Kontrollversuche konnte ich feststellen, daß von einer Kutineinlagerung, wie Osterwalder (66) behauptete, in die Membran keine Rede sein kann. Hierbei wurden die Schnitte zuerst mit Eau de Javelle behandelt; nach dem Auswaschen wurde Sudanglyzerin (60, S. 17) zugefügt. Es trat jedoch nie Rotfärbung ein. Mit Eau de Javelle behandelte Schnitte gaben selbstverständlich ebenfalls keine Reaktion mit oben erwähnten „Holz“reagentien.

Die Angabe von Goldflus (24), nach der die „pseudo-chalaze“ der Compositen begierig Safranin absorbiert, würde also mit meinen Reaktionsresultaten übereinstimmen. Goldflus hat aber keinen Schluß aus ihrer Beobachtung gezogen.

Sollen die Nährstoffe durch das Gewebe zwischen der Chalaza und den Antipoden in den Embryosack hineinwandern können, darf dieses Gewebe sicherlich nicht kutinisiert sein. Allerdings sind einige Fälle bekannt, wo die Kutikula von Hydathoden und Nektarien permeabel ist (49, S. 457), der allgemein vertretene Standpunkt ist wohl aber heutzutage doch der, daß kutinisierte Membranen für gewöhnlich undurchlässig seien. Tüpfel kommen übrigens niemals in kutinisierten Membranen vor (30, S. 124).

Meine Resultate widerlegen die von Lötscher (55, S. 29) gemachte Angabe, daß die Postamentzellen reine Cellulosemembranen besitzen sollten.

Ob jetzt das in Frage stehende Gewebe als „verholzt“ bezeichnet werden darf, ist schwer zu beurteilen. Czapek (17) sagt z. B. in seiner Biochemie (S. 571): „Vielmehr sind gewiß viele Zellmembranen, welche deutliche Phloroglucinprobe geben, im chemischen Aufbau von den Zellhäuten des Holzkörpers sehr verschieden und dürfen nicht einfach mit letzteren als „verholzt“ zusammengeworfen werden.“

Für die vorliegende Untersuchung genügt es, wenn wir sagen, die Membranen des Postamentgewebes sind mit irgend welchen aldehydartigen oder anderen Körpern imprägniert, wodurch sie gegen die auflösende Tätigkeit des Embryosackes widerstandsfähig werden.

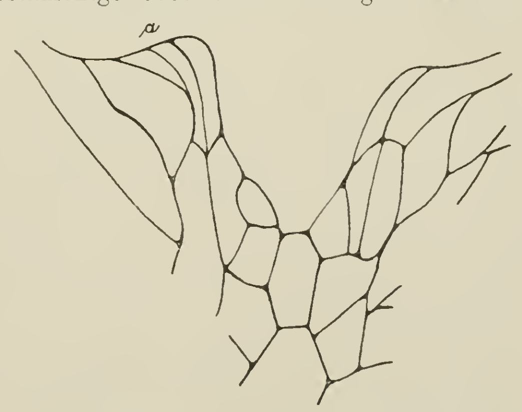


Fig. III. *Anemone Hepatica.* Längsschnitt des Postaments. Vergr. 600/1.

Das Postament kommt also dadurch zu stande, daß das Nucellusgewebe seitlich von den verholzten Zellen aufgelöst wird (Fig. III). Daß der Embryosack bei dieser Operation einen beträchtlichen Druck ausübt, beweist die abgerundete Form und glatte Oberfläche des Postaments. Diejenigen langgestreckten,

verholzten Zellen, welche dem auflösenden Embryosackplasma am nächsten liegen, werden allmählich umgebogen, wie es Fig. III bei a zeigt.

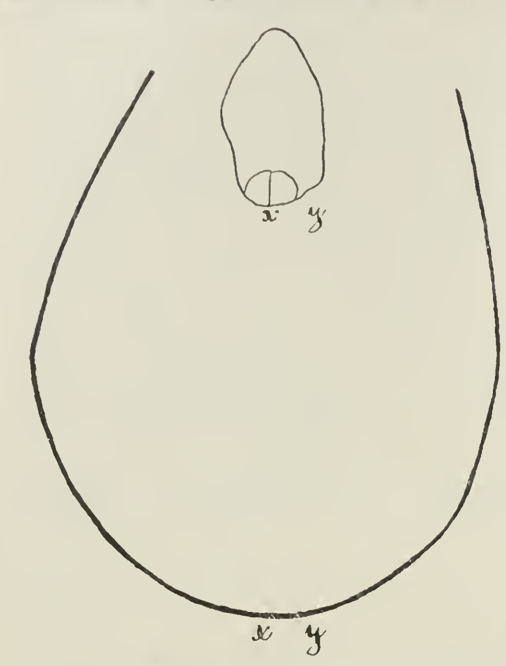


Fig. IV. *Ranunculus bulbosus.* Längsschnitt der Samenknospe. Stadium: Vor der Teilung des primären Endospermkerns. Vergr. 175/1.

Sobald Endosperm angelegt worden ist, hört die resorbierende Tätigkeit des Embryosackes auf. In keinem Fall übernimmt das Endosperm, wie Lötscher (55, S. 20) es will, nachher die auflösende Rolle. Wenn der Embryosack sich nach der Anlage des Endosperms erweitert, geschieht dies einfach, wie ich mir vorstelle, durch Expansion des Endosperms. Durch Messungen habe ich aber festgestellt, daß diese Erweiterung, wenn sie überhaupt erfolgt, eine minimale ist.

Noch weniger haltbar ist die Meinung Lötschers (55, S. 20), das Postament entstehe durch aktives Wachstum in den Embryosack hinein. Lötscher ist der Ansicht, daß „das Emporheben des

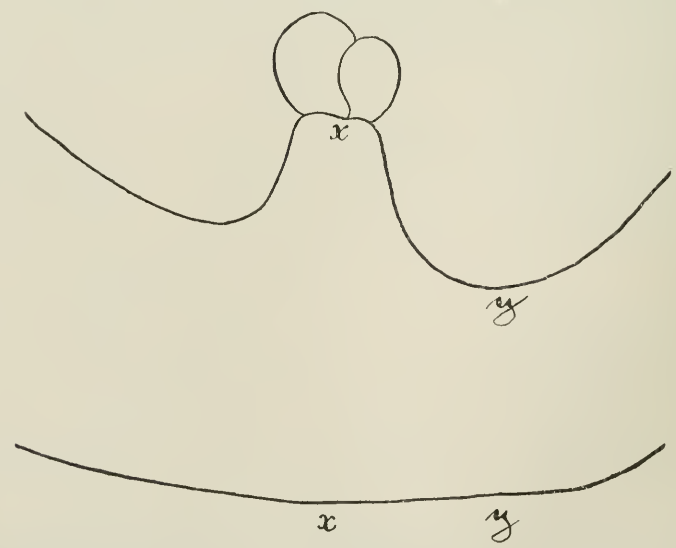


Fig. V. *Ranunculus bulbosus.* Längsschnitt durch die Samenknospe. Stadium: Eine große Anzahl freier Endospermkerne gebildet. Vergr. 175/1.

Postaments durch Zellvermehrung unterhalb desselben in der Chalaza verursacht“ werde. Wie ich durch Messungen bei verschiedenen Pflanzen konstatiert habe, bleibt der Abstand von dem am höchsten gelegenen Punkte des Postamentgewebes bis zur basalen Oberfläche der Samenknospe immer annähernd derselbe. Die Fig. IV und V von *Ranunculus bulbosus* und Fig. VI und VII von *Anemone Hepatica* veranschaulichen die Richtigkeit dieser Beobachtungen. Der Abstand von x—x bleibt derselbe. Dagegen zeigen die Figuren und die im folgenden angeführten Messungsergebnisse, daß eine bedeutende Abnahme des Gewebes seitlich von den Postamentzellen (y—y) erfolgt.

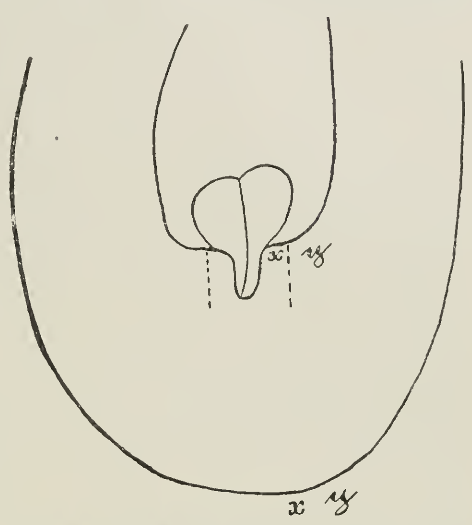


Fig. VI. *Anemone Hepatica.* Längsschnitt durch die Samenknospe. Stadium: Kurz nach der Verschmelzung der Polkerne. Vergr. 175/1.

Die Abstände x—x und y—y wurden gemessen und waren bei:
Ranunculus bulbosus

(Fig. IV.) Kurz nach der Verschmelzung der Polkerne:
x—x = 310 μ; y—y = 320 μ.

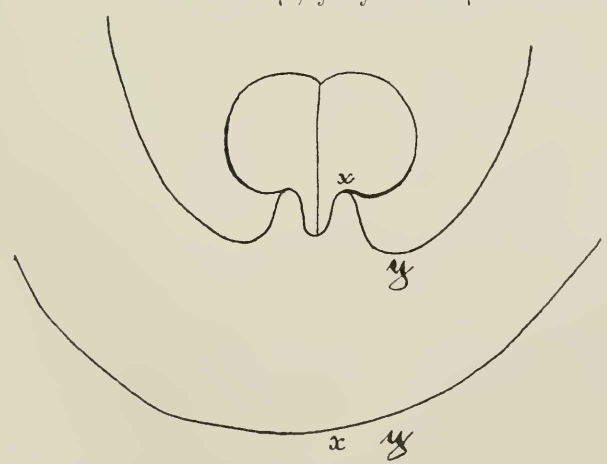


Fig. VII. *Anemone Hepatica.* Längsschnitt durch die Samenknospe. Stadium Nur wenige Endospermkerne gebildet. Vergr. 175/1.

(Fig. V.) Nachdem durch Teilung des primären Endospermkerns eine größere Anzahl freier Endospermkerne entstanden waren, betrugen die Dimensionen:

x—x = 300 μ; y—y = 160 μ.

Anemone Hepatica

(Fig. VI.) Kurz nach der Verschmelzung der Polkerne:
x—x = 185 μ; y—y = 185 μ.

(Fig. VII.) Nach Beginn der Endospermbildung:
x—x = 180 μ; y—y = 125 μ.

3. Mikrochemie der Zellen des Eiapparats.

Ebenso variierend wie die Angaben über die Beschaffenheit der Antipodenmembranen sind die Meinungen bezüglich der Membranen und Inhaltsstoffe der Eizellen.

Nur um diese verschiedene Auffassung zu illustrieren, führe ich hier einige Beispiele aus der einschlägigen Literatur an.

Nach Schacht (73, S. 270) besitzt die „Befruchtungskugel" (= die Eizelle) „keine feste Membran". Mottier drückt sich sehr unbestimmt aus, wenn er sagt, daß alle drei Zellen des Eiapparats sehr zarte Wände besitzen. Die Eizelle von *Casuarina* „hat schon vor der ‚Befruchtung' eine ziemlich dicke Cellulosemembran", wie Goebel (23) in seiner Organographie (S. 802) mitteilt. Warming (96) faßt die Zellen des Eiapparats als „nakte Zellen" auf. Dieselbe Meinung herrscht auch im Bonner Lehrbuch (85, S. 404), wo sie als „drei nackte Zellen" beschrieben werden.

Obschon in den letzten Jahren die Forscher also ein Primordialstadium für die Zellen des Eiapparates als ziemlich sicher gestellt angenommen haben, war es doch von Interesse, da keine genaue Reaktionsangaben sich in der Literatur vorfinden, die Richtigkeit der Ansichten über die chemische Beschaffenheit dieser Zellen zu prüfen.

Die Reaktionen wurden an denselben Gattungen ausgeführt, die als Objekte für die Feststellung der Art der Antipodenmembranen dienten. Als Reagens wurde auch hier Chlorzinkjod verwendet.

Die Resultate dieser Versuche gehen dahin, daß sowohl die Eizelle als auch die Synergiden vor der Befruchtung keine Cellulosemembran besitzen, auf diesem Stadium also, wie die Antipoden, Primordialzellen sind. Eine intensivere Gelbfärbung der Trennungswände dieser Zellen ist wohl ein Zeichen dafür, daß diese Partien der Plasmahaut stärker entwickelt sind.

In der größten Zahl der Fälle konnte ich die Synergidenkappen durch Chlorzinkjod nachweisen. Sie nehmen eine mit der gewöhnlichen Stärke übereinstimmende Färbung, die rein blau ist, an. Nach der Reaktion zu beurteilen sollten sie also aus einem der Amylose ähnlichen Körper bestehen. Schacht (73, S. 270), der auch Reaktionen an dem „Fadenapparat der Keimkörperchen" mit Chlorzinkjod ausführte, ist der Meinung, die streifige Masse bestehe aus „Zellenstoff". Da aber die Cellulose für gewöhnlich eine mehr blauviolette Färbung mit dem betreffenden Reagens gibt, halte ich meine oben ausgesprochene Ansicht für wahrscheinlicher.

Nach der Befruchtung zeigt die zu einem vier- bis mehrzelligen Embryo ausgewachsene Eizelle eine ebenso typische Cellulosereaktion wie die Antipoden desselben Stadiums.

4. Die kutikularisierten Membranen der Samenknospe.

In der Literaturbesprechung habe ich kurz darauf hingewiesen, daß eine Kutikula um den Nucellus und die andern Teile der Samenknospe herum seitens verschiedener Forscher nachgewiesen worden ist. Osterwalder (66) geht auf die Entstehung der Kutikula des Nucellus und des inneren Integumentes bei *Aconitum Napellus* näher ein. Seine Beobachtung scheint mir aber unrichtig. Er schreibt l. c. S. 287: „Um den Nucellus herum macht sich eine gelblich gefärbte Membran bemerkbar. Nur die Stelle oberhalb der Chalaza ist frei von dieser Membran, die, wie die Reaktion mit Schwefelsäure zeigt, kutikularisiert ist. Man kann anfänglich im Zweifel sein über den Ursprung dieser Kutikula, da sie zwischen der inneren Zelllage des inneren Integumentes und der äußeren Nucellusschicht, welche beide Zelllagen dicht aneinander schließen, liegt. Später tritt aber eine zweite Kutikula außerhalb der ersten auf und zwischen den beiden kutinisierten Membranen entstehen Verdickungen." Ikeda äußert sich auch über die Kutikula (46, S. 59). Bei *Tricyrtis* fand Ikeda, daß die Kutikula des inneren Integumentes in dem Mikropylengang fehlte.

Die Samenknospe bildet sich durch einfache Ein- und Ausstülpung einer Stelle des Fruchtblattes. Wie die Reaktion mit Sudanglyzerin (60, S. 17) zeigt, ist die ganze Samenknospe schon lange vor der Ausbildung einer Mikropyle, von einer einheitlichen, sich orangerot färbenden Kutikula überzogen. Diese Tatsache ist übrigens nach meiner Ansicht selbstverständlich. Wäre eine Kutikula nicht vorhanden, würden dann nicht die verschiedenen Nährstoffe aus den Zellen diffundieren? Dies scheint mir gewiß, wenn die Annahme richtig ist, die Kutikula diene den Geweben der Pflanzen als eine Art schützender Membran. Meine Ergebnisse stimmen auch mit den Angaben bei Haberlandt (30, S. 95) überein. Der Verfasser äußert sich bei der Besprechung der einschichtigen Epidermis in folgender Weise über die äußerste Membran derselben: „. . . die Cuticula, welche, aus der äußersten, cutinreichsten Membranlamelle bestehend, als dünnes ununterbrochenes Häutchen die ganze Außenfläche der Epidermis überzieht und niemals fehlt." E. Schmid, welcher nächstens seine im Zürcher Laboratorium ausgeführten Untersuchungen über die Scrophulariaceen (76) veröffentlicht, kommt bezüglich des Vorhandenseins einer Kutikula zu demselben Resultat wie ich.

Auch in älteren Stadien ist an allen Stellen der Samenknospenoberfläche, zu der ich natürlich alle Epidermen der Integumente und des Nucellus rechne, eine Kutinlamelle leicht nachweisbar.

Eine Unterbrechung der Kutikula in der Mikropyle konnte ich bei den Vertretern der untersuchten Familien nicht nachweisen.

5. Inhaltsstoffe der Samenknospen.

Nach der 1890 erschienenen Arbeit von Westermaier (97, S. 9), in der er nur in einem Fall, bei *Helleborus*, Stärke in den Antipoden nachweisen konnte, finden wir mehrere Angaben in der Literatur über stärkehaltige Antipoden. Das Auftreten der Stärke

in den *Helleborus*-Antipoden erklärt aber Westermaier aus der „stoßweise und weniger regelmäßig erfolgenden Entwicklung" der Samenknospen. In der zitierten Arbeit bespricht Westermaier auch die Verteilung der Stärke innerhalb der übrigen Samenknospe. Die in dem letzten Jahrzehnt veröffentlichte Literatur behandelt gewöhnlich die Verteilung der verschiedenen Inhaltsstoffe in der Samenknospe, um daraus Schlüsse für die ernährungsphysiologische Funktion der Antipoden zu ziehen. Osterwalder konnte keine Stärke in den Antipoden nachweisen (66), dagegen hat Ikeda (46), welcher Forscher den mikrochemischen Reaktionen der Samenknospen ein besonderes Kapitel widmet, Dextrin in Form von mit Jodreagenz rötlich sich färbenden Körnern in den Antipoden und in der Eizelle von *Tricyrtis* beobachtet. Bei derselben Pflanze wies der Verfasser lösliche Kohlenhydrate in „the conducting passage" nach: er ist aber nicht ganz sicher, daß Zucker zugegen war, denn er sagt S. 65: „the conducting passage is always free from starch and seems to contain soluble carbohydrates"; weiter hat Ikeda Eiweißkörner in „the conducting passage" gefunden. Lötscher (55), der die letzten Versuche in diese Richtung ausführte, hat bläulich sich färbende Stärke in der Zuleitungsbahn unter den Antipoden nachgewiesen, dagegen niemals im Postament. Im Embryosack und in den Antipoden konnte er nie welche vorfinden. Als ausschließlichen Inhalt der Antipoden gibt der Verfasser Eiweißstoffe an und zwar stützt er diese Angabe auf die tiefgelbe Färbung, die das Plasma mit Jodjodkalium zeigt.

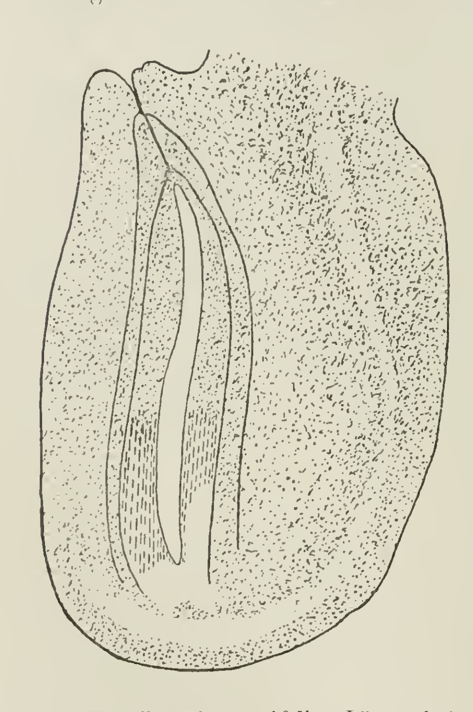


Fig. VIII. *Paeonia tenuifolia.* Längsschnitt durch die Samenknospe. Reaktion mit Chlorzinkjod. [Punktsignatur] = Stärke. [Strichsignatur] = Amylodextrin. Vergr. 70/1.

Bezüglich meiner eigenen Untersuchungen kann ich mich kurz fassen. Zum Nachweis der Stärke, beziehungsweise der stärkeähnlichen Stoffe diente Chlorzinkjod oder Chloraljod (60, S. 15).

Die Fig. VIII—XI veranschaulichen die Verteilungen der Stärke und der stärkeähnlichen Körper in den den Embryosack umgebenden Geweben. Aus ihnen ersehen wir, daß gewöhnliche, rein blau sich färbende Stärke in allen Teilen der Samenknospe vorkommt,

mit Ausnahme des die Basis des Embryosackes umgebenden Gewebes und der Zuleitungsbahn unter den Antipoden, welche bei der Jodreaktion immer rötliche Körner aufweist.

Die Zellen der Umgebung der Leitbündelendigung zeigen sich meistens frei von Kohlenhydraten in fester Form. Wenn stärkeähnliche Stoffe in den Antipoden oder im Embryosackplasma gefunden wurden, färbten die Körner sich immer rötlich mit den angegebenen Reagentien.



Fig. IX *Ranunculus alpestris*. Längsschnitt durch die Samenknospe. Reaktion mit Chloraljod. Vergr. 70/1.

Bei den meisten von mir darauf geprüften Gattungen habe ich rötlich sich färbende, kleinere oder größere Körner in den Antipoden gefunden. Hie und da, z. B. bei den jüngsten Stadien von *Aquilegia* waren die Körner oft ebenso groß wie die Kerne, also etwa 5 μ Durchmesser. Bei *Paeonia, Helleborus, Eranthis, Thalictrum, Epimedium* und anderen Gattungen erhielt ich eine rötliche Färbung der im Plasma des Embryosackes vorhandenen, oft relativ großen Körner.

Was die chemische Beschaffenheit dieser Körner, die sich mit Jodreagentien schwach bräunlich rot färben, betrifft, kann ich Ikedas Meinung hierüber nicht beistimmen. Ikeda hält diese rötliche Stärke für Dextrin. Wäre Dextrin im Zellplasma vorhanden, so würde es wahrscheinlich in gelöster Form vorkommen. In jedem Fall würde das Dextrin, meines Erachtens, in Präparaten, die mit mehreren Waschflüssigkeiten, unter diesen Wasser, behandelt worden sind, nicht mehr nachweisbar sein. Nach meiner Ansicht haben wir es hier mit einer dem Amylodextrin nahestehenden Form der Stärke zu tun.

Fig. X. *Actaea Cimicifuga*. Längsschnitt durch die Samenknospe. Reaktion mit Chloraljod. Vergr. 70/1.

Wie die Fig. VIII bis XI zeigen, tritt dieses Amylodextrin, wie wir die Stärke nennen wollen, im Nucellus nicht nur gerade unter den Antipoden, sondern auch an den Seiten des Embryosackes auf. Die ins Braune gehende rötliche Färbung der Amylodextrin-

körner rührt von dem Plasma her, das sich gelbbraun färbt. In Präparaten, die mit Eau de Javelle behandelt waren, zeigten die Körner eine rötliche ins Blaue gehende Färbung ungefähr wie wir sie bei dem Klebreis finden. Nach Vogl (93) bestehen auch die Stärkekörner des Klebreis zum größten Teil aus Amylodextrin.

Die Resultate der Versuche Zuckerarten und Eiweißstoffe nachzuweisen wurden nicht besonders gut. Ich versuchte zwar das Vorhandensein von Zuckerarten mit der von Lidforss (53) empfohlenen Kupferacetatlösung festzustellen — Fehlings Lösung gab vollständig untaugliche Resultate —, ich glaube aber, daß die Zuckermengen, welche eventuell in den Antipoden oder im übrigen Gewebe der Samenknospe vorkommen, zu klein sind, um zu sicheren Ergebnissen gelangen zu lassen. Die Zuckerlösung diffundiert rascher aus den Zellen in die umgebende Kupferlösung als umgekehrt. Die Fixierung des Zuckers in denjenigen Zellen, wo er vorhanden ist, erfolgt also zu langsam. Man bekommt dann Niederschläge von Kupferoxydul in Zellen, wo ursprünglich kein Zucker zugegen war.

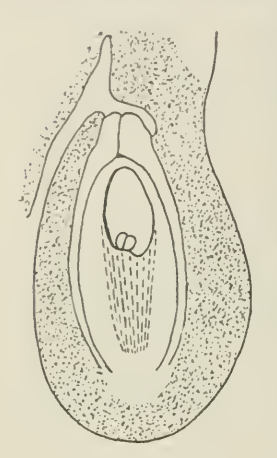


Fig. XI. *Nigella arvensis.* Längsschnitt durch die Samenknospe. Reaktion mit Chloraljod. Vergr. 70/1.

Nicht viel besser fielen die Versuche aus, die ich ausführte, um die Eiweißstoffe nachzuweisen. Die Antipoden geben immer eine kräftige Rotfärbung mit Millons Reagens. Aus den Reaktionen, welche die anderen Zellen der Samenknospen zeigen, kann man nicht gut wichtigere Schlüsse ziehen. Höchstens können Vermutungen aufgestellt werden. Einen erheblichen Unterschied in der Färbung konnte ich auch selten beobachten. Im allgemeinen färben sich diejenigen Zellen stärker mit dem Eiweißreagens, welche keine oder nur wenig Stärke enthalten. Die Chalazagegend und die Epidermiszellen des Nucellus zeigen für gewöhnlich die kräftigste Rotfärbung mit Millons Reagens. Die langgestreckten Zellen zwischen den Antipoden und der Chalaza bei *Nigella* färbten sich nicht besonders kräftig mit Millons Reagens, dagegen zeigten sie recht viel Amylodextrin.

IV. Resultate der Untersuchungen.

Im ersten Teil dieser Arbeit werden S. 44—64 diejenigen entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten kurz besprochen, welche die Antipoden als in irgend welcher Weise mit der Ernährung des Embryos in Beziehung stehende Organe betrachten. Aus dieser Zusammenfassung geht hervor, daß den Antipoden verschiedene Funktionen zugeschrieben werden. Westermaier bezeichnet die Antipoden als „einen anatomisch-physiologischen Apparat“, dessen Funktion

er aber nicht näher präzisiert (97, S. 26). Osterwalder (66) teilt den Antipoden direkt eine ernährungsphysiologische Funktion zu; „ein Teil der Nährflüssigkeit wird durch die Antipoden aufgenommen und von diesen dem Inhalt des Embryosackes verändert oder unverändert abgegeben". Noch bestimmter drückt sich Goldflus (24) in ihrer Compositenarbeit aus, wenn sie die Antipoden als Zellen, welche „un rôle d'absorption" haben und sie an anderem Orte als „cellules digestives" (S. 5) beschreibt. Goebel (23) ist der erste, welcher die Antipoden als enzymausscheidende Organe betrachtet. Sie haben dieselbe Rolle wie die Tapetenschicht. „Sie sondern Enzyme aus, die das Nucellusgewebe auflösen, und sind auch bei der Überführung der Baumaterialien in den Embryosack beteiligt" (S. 805). Von ähnlichen Gesichtspunkten ausgehend, stellen schließlich Ikeda (46) und Lötscher (55) noch weitgehendere Hypothesen auf. Die Antipoden sind nach den Ansichten dieser Forscher speziell für die Ernährung des Embryos eingerichtete Organe, welche teils das Nucellusgewebe auflösen und resorbieren, teils den Hauptteil der in den Embryosack eintretenden Nährstoffe aufnehmen, verarbeiten und weiter transportieren.

Zwingende Gründe für die Annahme der ernährungsphysiologischen Funktion sind aber noch nicht erbracht worden; die genaue Untersuchung der Antipoden bei denjenigen Familien, für welche diese Funktion zuerst angenommen worden ist, führt mich sogar zur Überzeugung, daß die bedeutende Größe und besondere Gestaltung der Antipoden auch anders erklärt werden kann.

Das Leitbündel, welches den Funiculus der Samenknospe durchzieht, endigt bekanntlich meistens in der Chalaza. Die Nährstoffe müssen also von hier aus, um in den Embryosack zu gelangen, durch den basalen Teil des Nucellus passieren; ein anderer Weg der Nährstoffzufuhr ist wegen der Kutikularisierung der Nucellusaußenwand nicht möglich. Aus dem ersten Teil dieser Arbeit geht hervor, daß sich in vielen Fällen ein speziell für die Leitung geeignetes Gewebe zwischen den Antipoden und der Chalaza ausbildet. Daß die Leitungskapazität dieses Gewebes größer ist als eines aus isodiametrischen Zellen bestehenden, ist klar. Die mikrochemischen Reaktionen, wodurch immer unter den Antipoden größere Mengen Amylodextrin nachgewiesen werden, beweisen auch, daß das Nährmaterial für den Embryosack den kürzesten Weg wählt. Derselbe geht also direkt auf die Basis des Embryosackes zu. Die hier vorhandenen Antipoden liegen also an einer mit Nährstoffen reichlich versehenen Stelle; sie nehmen die Nährstoffe auf, wachsen und werden plasmareich, was aus der Reaktion mit Millons Reagens und der im allgemeinen kräftigeren Färbung mit Magdalarot hervorgeht. Die Reaktionen (Fig. VIII—XI) zeigen ferner, daß ein Teil der Nährstoffe in den seitlich vom Embryosack liegenden Nucellus hineinwandert. Beispiele für nährstoffreiche Nucellusgewebe geben ja übrigens die Familien *Zingiberaceae*, *Cannaceae*, *Piperaceae* und viele andere, deren Samen Perisperm besitzen.

Auch der oft sehr große Gehalt der Antipoden und des Embryosackes an Amylodextrin beweist, daß ein Stoffverkehr durch die Antipoden stattfindet. Das Amylodextrin der Antipoden ist denselben durch den Gewebestrang unter ihnen zugeführt worden. Dagegen müssen verschiedene Eingangspforten für das im Embryosack befindliche Amylodextrin angenommen werden; die eine derselben sind die Antipoden, die zweite bilden die seitlich vom Embryosack gelegenen Nucelluszellen. Durch das reichlich in den Antipoden vorhandene Amylodextrin steht ihnen Material zur Vergrößerung ihres Volumens und zur Vermehrung der Plasmamenge zur Verfügung. Die Anlage einer Cellulosewand um die Antipoden ist auch von der Anwesenheit von Kohlenhydraten abhängig, da die Cellulose wohl bei der Membranbildung nicht aus dem Plasma, sondern aus Kohlenhydraten direkt gebildet wird.

Nicht nur hieraus, auch aus anderem geht hervor, daß die Antipoden eine für ihre Ernährung außerordentlich günstige Lage im Embryosack besitzen. Die in allen von mir untersuchten Gattungen allmählich erfolgende Größenzunahme der Kerne spricht eine noch deutlichere Sprache. Der Chromatingehalt steigert sich immerfort während der Entwicklungsperiode der Samenknospe. In den Fällen, wo ungewöhnlich große Mengen Nährstoffe den Antipoden zugeleitet werden, Plasma also in ihnen reichlich vorhanden ist, treten sogar mitotische Teilungen der Kerne auf. Die Zahl der Kerne steigt auf zwei bis vier, z. B. bei *Caltha*, *Eranthis*, *Anemone*, *Clematis* u. a. Bei einzelnen der angeführten Gattungen (z. B. *Anemone*, *Clematis*) kommt es aber auch vor, daß die Antipoden im Einkernstadium bleiben; in diesem Falle nehmen die Kerne einfach an Volumen zu. Die mitotischen Teilungen der Antipodenkerne erfolgen immer in den jüngeren Entwicklungsstadien der Antipoden, zu welcher Zeit sie am plasmareichsten sind, ein Beweis dafür, daß eine innige Beziehung zwischen der Plasmamenge einer Zelle und der Vermehrung der Kerne besteht. Olivier (64, S. 104) kommt auch in seinen experimentellen Studien über die Vermehrung der Kerne zu nachstehenden Schlußfolgerungen: „dans l'état naturel comme dans les circonstances pathologiques l'augmentation du nombre des noyaux est liée à l'accroissement de la masse du protoplasme“. In späteren Stadien wird das Antipodenplasma vacuolig, nimmt an Menge ab. Diese der Größenzunahme der Kerne parallel gehende Abnahme des Plasmagehalts der Zellen läßt vermuten, daß auch in Bezug auf Kerngröße zwischen Kernen und Plasma eine Wechselbeziehung besteht. Das Plasma wird einfach für die Synthese der Kernsubstanzen verbraucht. Meine Beobachtungen bei *Actaea* (siehe Fig. 40—42!) stützen die Richtigkeit dieser Behauptung. Die unterste der in einer Reihe gelegenen Antipoden von *Actaea Cimicifuga* ist immer am plasmareichsten, besitzt aber gleichzeitig den kleinsten Kern. Die oberste blasenförmige Zelle dagegen, deren Plasma sehr vacuolenreich ist, enthält den größten Kern.

Anemone ist die einzige Gattung, wo ich an mitotische Teilungen erinnernde Kernteilungen in älteren Stadien beobachtet habe. Die

Kernvermehrung, die abnorm verläuft, ist wohl auf eine Veränderung der Eigenschaften der Kerne zurückzuführen, welche eine normale Karyokinese unmöglich macht. Die in denselben Embryosäcken stattfindenden Fragmentationsteilungen der Kerne sprechen auch dafür, daß die Antipoden trotz ihrer bedeutenden Größe als degenerierende Zellen aufzufassen sind.

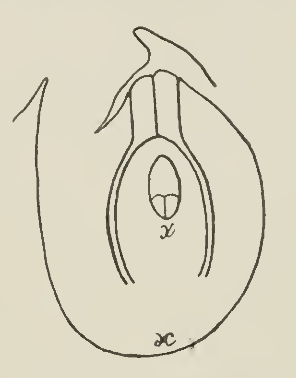


Fig. XII. *Isopyrum fumarioides.* Längsschnitt durch die Samenknospe. Stadium: Der primäre Endosperm eben gebildet worden. Vergr. 175/1.

In der ersten Entwickelungsperiode vergrößert sich der Embryosack hauptsächlich durch Wachstum des oberhalb der Antipoden gelegenen Nucellusgewebes. Nachher fängt die eigentliche auflösende Tätigkeit des Embryosackes an. Der Nucellus wird bei denjenigen Pflanzen, welche ein Postamentgewebe ausbilden, seitlich von den Antipoden aufgelöst: die gelösten Abbauprodukte werden wahrscheinlich zu neuer Synthese verbraucht. Die Antipoden bleiben in diesem Falle sehr resistent. In anderen Fällen, wo der Nucellus überall von derselben Beschaffenheit ist, die Zellen mit Cellulosemembranen versehen sind, fangen die Antipoden schon zu Beginn der Auflösung des Nucellusgewebes an zu degenerieren. Sie fallen zusammen und werden vor, gleichzeitig mit oder kurz nach der Bildung eines Endosperms aufgelöst. Bevor die Antipoden dieses Schicksal erfahren, zeigt sich unter ihnen keine Andeutung von einer Resorption des Nucellusgewebes, wie die Fig. XII und XIII von *Isopyrum* zeigen.

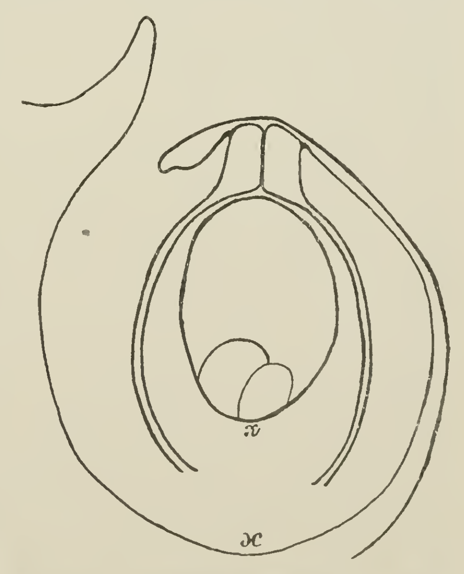


Fig. XIII. *Isopyrum fumarioides.* Längsschnitt durch die Samenknospe. Stadium: Eine größere Anzahl freier Endospermkerne vorhanden. Vergr. 175/1.

Der Abstand von der Embryosackbasis x bis zur Oberfläche der Samenknospe x bleibt, solange die Antipoden bestehen, derselbe = 100 μ. Ikeda schreibt über die Antipoden von *Tricyrtis hirta* und ihre auflösende Tätigkeit folgendes (46, S. 48): „the prolongation of the antipodal cells downwards begins very early, until they attain their maximum length at the time of fertilization or a little later.“ Nach seinen Zeichnungen zu beurteilen, ist aber von

einer solchen Verlängerung der Antipoden „downwards" nichts zu bemerken. Der Abstand von der Embryosackbasis zur Oberfläche der Samenknospe bleibt während der Entwicklungsperiode gleich. Oberhalb der Antipoden dagegen verlängert sich der Embryosack von *Tricyrtis* sehr viel. Eine Auflösung des Nucellusgewebes an der Basis des Embryosackes erfolgt bei *Tricyrtis hirta* erst, wenn die Antipoden zugrunde gegangen sind und freie Endospermkerne im Embryosackplasma auftreten. Ich glaube nicht fehl zu gehen, wenn ich annehme, daß die *Tricyrtis*-Antipoden ebensowenig wie die Antipoden von *Aconitum*, usw., welche am Vordringen gegen die Chalaza hin durch die verholzten Zellen verhindert sind, eine enzymausscheidende auflösende Funktion besitzen. Ich habe besonders bei den Gattungen, die kein verholztes Nucellusgewebe aufweisen, Messungen wie die oben angeführten gemacht, eine Auflösung dieses Gewebes habe ich aber niemals vor dem Zugrundegehen der Antipoden beobachtet. Solche Gattungen sind *Paeonia*, *Helleborus*, *Eranthis* u. a.

Lötscher teilt die Antipoden in drei nach der Funktion[1]) verschiedene Typen ein (55). Der erste Typus, zu dem die Orchideen, Cruciferen, Geraniaceen, Primulaceen, Linaceen, Papilionaceen, Polemoniaceen und Scrophulariaceen gerechnet werden, zeichnet sich dadurch aus, daß die Antipoden „nackte Protoplasten" oder „lose Zellen" darstellen. Diese Zellen besitzen nach der Ansicht Lötschers die Fähigkeit „die Auflösung oder Resorption" des Nucellus zu bewerkstelligen. Bei den Geraniaceen und Linaceen gehen die Antipoden nach Billings (5) sehr frühzeitig zugrunde. Dies ist auch der Fall mit den betreffenden Zellen der Scrophulariaceen, welche von Balicka-Iwanowska (3) untersucht worden sind. Nach den Beobachtungen Schmids (76) ist bei den Scrophulariaceen, welche ähnliche Antipoden wie die Linaceen und Geraniaceen besitzen, von einer auflösenden Tätigkeit der Antipoden keine Spur zu bemerken. Schmid, welcher auch Messungen angestellt hat, fand den Abstand der Antipodenbasis zur Oberfläche der Samenknospen, solange die Antipoden noch zugegen waren, immer gleich groß. Erst nach der Bilduug eines Chalazahaustoriums, wobei die Antipoden zerdrückt und aufgelöst werden, wird Nucellusgewebe resorbiert. Die Tatsache, daß die Antipoden so frühzeitig verschwinden, beweist die Bedeutungslosigkeit dieser Zellen bei den genannten Familien.

Die Fähigkeit, sich auf Kosten des Nucellus zu vergrößern, fehlt dem Embryosack resp. seinem Plasma niemals. Warum sollte ihm dieses Vermögen mit dem Entstehen der Antipoden für eine kurze Zeitspanne verloren gehen? Nach der Meinung Lötschers besorgt die Makrospore selbst in ihrer jüngsten Entwicklungsperiode die Auflösung des Nucellusgewebes. Sobald aber die Antipoden entstanden sind, würden

---

[1]) In seinem Referat der Lötscher'schen Arbeit (Bot. Ztg. Nr. 14/15 Jahrgang 63. 1905) sagt E. Hanig: „Das Bestreben, jede Antipodenart in irgend einen physiologischen Typus unterzubringen, hält Referent für nicht berechtigt".

diese die auflösende Tätigkeit übernehmen, später aber dem Embryosack wieder selbst zufallen. Ein solche hypothetische Annahme scheint mir vollständig unbegründet. Wenn die Antipoden Enzyme sezernieren, um Nucelluszellen aufzulösen, warum bleibt dann das Postament bei den Papaveraceen, das doch zum größten Teil aus leicht auflösbaren Zellen besteht, unberührt? Die seitliche Erweiterung des Embryosackes bei *Nigella* geschieht auch sicher durch Auflösung seitens des Embryosackplasmas.

Sowohl Ikeda wie Lötscher gehen von dem Standpunkte aus, daß die Antipoden die von ihnen resorbierte Nahrung verarbeiten und zwar, wie Ikeda (46, S. 55) sagt, „into a proper form" für den Embryosack. Bei dieser Funktion spielen wieder die Enzyme die wichtigste Rolle. Daß jeder Zelle einer Pflanze ein gewisser Gehalt an Enzymen zukommt, ist wohl nach dem heutigen Standpunkte der Forschung (vgl. 38!) nicht zu bezweifeln. Daß aber die Antipoden in dieser Hinsicht speziell wohl ausgerüstet sein sollten, ist bis jetzt noch keineswegs nachgewiesen worden.

Ebensowenig begründet ist die Annahme von Ikeda (46, S. 50), daß eine Gruppe in der Chalazagegend gelegener Zellen Herd der Diastasebildung, resp. für die Verzuckerung der zugeleiteten Stärke sei. Für die Richtigkeit dieser Annahme soll, nach Ikeda, der Zuckergehalt der „conducting passage" sprechen (S. 65). Das reichliche Vorkommen von Amylodextrin und eventuell von Zuckerarten unter der Basis des Embryosackes sprechen aber, nach meiner Meinung für einen in dieser Gegend sicher sehr lebhaften Stoffwechsel. Die Nährstoffe werden hier rascher abgeleitet als an anderen Orten in der Samenknospe; sie befinden sich daher in einem mehr labilen Zustand. Wenn der Zuckergehalt in den Zellen auf ein Maximum gesteigert wird, „krystallisiert" ein Teil des Zuckers als wieder leicht lösliches Amylodextrin oder als eine ähnliche Verbindung aus. An anderen Stellen der Samenknospe, wo der Stoffverkehr nicht so lebhaft ist, tritt dagegen gewöhnliche Stärke auf.

In den letzten Jahren sind die Kerne der Antipoden wegen ihrer im allgemeinen enormen Volumenzunahme, ihres Chromatinreichtums und der Orientierung des Chromatins wegen, vielfach mit den Kernen secernierender Drüsen bei Pflanzen und Tieren verglichen worden. Osterwalder (66) verglich z. B. die Antipoden von *Aconitum* mit den Speicheldrüsenzellen ven *Chironomus*, weil „die Kernfäden der ersteren denjenigen aus den Drüsenzellen von *Chironomus* in ihrer Dicke auffallend ähnlich" seien. Auch das Verhalten der Kerne in den secernierenden Zellen der von Schniewind-Thies (77) untersuchten Septalnektarien zeigt nach Osterwalder Übereinstimmungen mit demjenigen der Antipodenkerne von *Aconitum*. Der Ansicht Osterwalders stimmt Rosenberg (71) bei, indem er sich über die Antipoden von *Zostera* folgendermaßen (S. 10) äußert: „Ohne Zweifel beweist auch hier die Anordnung des Chromatins nicht minder die Nahrungstätigkeit des Kerns, wie solche schon für andere Nahrungszellen beschrieben wurde, z. B. für die Antipodenkerne in *Aconitum* (Osterwalder)." Ikeda verlegt das Hauptgewicht auf die Struktur der Kerne als Beleg für

die verarbeitende Funktion der Antipoden; zum Vergleich zieht er ebenfalls die Kerne der Sekretionszellen in den Septalnektarien bei. Ihre Gestaltung ist ihm ein Beweis dafür, daß sie bei der Materialaufnahme zur Bereitung des Nektars sehr aktiv sind. Ikeda konstatiert, daß seine Resultate mit den Ansichten Osterwalders übereinstimmen. Nachdem er noch die Chromatinanhäufung in den Tentakelzellen von *Drosera* und den Verdauungszellen der endophyten *Mycorrhiza* bei verschiedenen Orchidaceen (57) besprochen hat, kommt er zum Schluß (S. 49): „that the chromatin-aggregation in the nuclei of antipodals of Tricyrtis is also the expression of their metabolic activity — that therefore these organs play a most essential rôle in the nutrition of the embryosac — that they are indeed the metabolic centre for the absorption, elaboration and transportation of nutritive materials of the latter." Lötscher (55) stellt in seiner Arbeit dieselben Vergleiche wie die eben erwähnten Autoren an und will damit die große Bedeutung der Antipoden in ernährungsphysiologischer Hinsicht erwiesen sehen.

Wie ich im folgenden auseinander setzen möchte, sind die angeführten Vergleiche bis jetzt nicht eingehend genug vorgenommen worden, da sie sonst zu einem andern Resultat geführt hätten. Außer durch Chromatinanhäufung zeichnen sich die Antipodenkerne ferner durch ihr starkes Wachstum und die auffallende Vergrößerung ihrer Nucleolen aus.

Um leichter beurteilen zu können, wie sich die Verhältnisse bei den sezernierenden Zellen des Pflanzen- und Tierreiches im Vergleich zu denen der Antipoden stellen, bringe ich hier eine kurze Besprechung der Literatur der ersteren, nebst einer Erörterung einiger hypertrophierte Zellen behandelnder Werke in rein historischer Folge.

In seiner Arbeit über die Hypertrophie und Vermehrung der Kerne in pflanzlichen, hypertrophierten Zellen, bespricht Prillieux (68, S. 148) seine Beobachtungen, nach denen die Kerne in den fraglichen Zellen sehr reich an Nucleolen und sehr groß sind. Die Kernvermehrung in gesunden und pathologisch großen Zellen ist nach Olivier (64, S. 104) der reichlichen Zunahme an Plasma zuzuschreiben. Auf dem Gebiete der Arbeiten über sezernierende Drüsen sind die Untersuchungen von Hermann (36) zu erwähnen. Bei dem Studium der schleimsezernierenden Mundepithelzellen der Salamanderlarve machte der Verfasser (S. 60) folgende Beobachtung: „Die derben Chromatinbrocken, die den Kernen der sekretgefüllten Zellen charakterisieren, werden nach der Ausstoßung des Sekrets wieder aufgelöst und gleichsam verdaut. An ihrer Stelle tritt ein feines, zierliches Chromatinnetz, das je nach dem Stadium der Sekretausstoßung noch eine geringe Menge kleiner Chromatinkörner beherbergt, bis dieselben in der vollkommen sekretleeren Zelle ganz verschwunden sind." Ähnliche Erscheinungen zeigen nach den Beobachtungen Hermanns (36, S. 61) die Kerne bei den serösen Zellen der Maxillardrüse des Kaninchens. In den Eizellen von *Dytiscus marginalis* fand Korschelt (50, S. 92), daß die Kerne abwechselnd

an Umfang zu- und abnahmen; hieraus schließt er, daß eine Aufnahme und Abgabe von Substanz durch die Kerne stattfindet. Bei den keimenden Samen von *Ricinus* und *Pinus Larix* hat Zacharias (99, S. 228) eine Größenzunahme der Zellkerne im Endosperm um das dreifache konstatiert. Auch die Nucleolen der Endospermkerne nehmen an Volumen zu. Bezüglich der oft genannten Untersuchungen über die Septalnektarien von Schniewind-Thies (77) macht die Verfasserin auf den Reichtum der Nektarienzellen an Cytoplasma und die Größe ihrer Kerne aufmerksam. Sie glaubt, daß die bisweilen auffallende Größe der Zellkerne vielleicht in Beziehung zu der Tätigkeit der betreffenden Zellen stehe. Das Sekretionsgewebe der Septalnektarien enthält nachweisbar Ferment. Sowohl Huie (44 und 45) wie auch Rosenberg (70) beobachteten das Verhalten der Kerne und die Anordnung des Chromatins in den Verdauungstentakeln von *Drosera*. Beide Forscher konstatierten die abnehmende Größe der Kerne, aber eine Zunahme des Chromatins in den in Tätigkeit befindlichen Tentakeln. Über das Verhalten der Kerne in ruhenden Tentakeln sagt Rosenberg (70, S. 47): „Das Chromatin ist nur spärlich in Form winzig kleiner Kügelchen im Liniengerüst vorhanden, die immer peripherisch der Kernmembran anliegen." Die Tentakeln der mit Fleisch gefütterten Blätter, welche in direkter Berührung mit dem Versuchsmaterial sind, zeigen Kerne reich an Chromatin (S. 53); diese sind aber wie die Nucleolen derselben kleiner geworden. Bei den Fütterungsversuchen mit Fleisch kommt Rosenberg schließlich zu folgenden Resultaten (S. 74): „Wenn die Substanz absorbiert worden ist, tritt ein Rückgang zu den ursprünglichen Verhältnissen ein, wobei der Nucleolus größer wird und das Chromatin allmählich an Masse abnimmt." „Die Größe des Kerns wird mit dem steigenden Chromatingehalt immer geringer und wenn später derselbe abnimmt, nimmt der Kern an Größe zu."

Ungefähr ähnlich den großen Antipodenkernen der von mir untersuchten Papaveraceen verhalten sich hier und da die Kerne der Orchidaceen-*Mycorrhiza*, welche von Magnus (57) eingehend untersucht worden ist. Das reichlich vorkommende Chromatin zeigt hier dieselbe sternförmige Anordnung wie in den Antipodenkernen von *Hypecoum*, *Glaucium* u. a. Gattungen. Magnus hält es aber für fraglich, „ob die Kerne nur quasi passiv ernährt werden" (S. 252) oder ob die Hyperchromatie als Ausdruck für die Aktivität derselben angesehen werden soll.

Schließlich möchte ich noch einiges aus dem von Küster (51, S. 67) in seiner „Pathologischen Pflanzenanatomie" behandelten Kapitel über Hypertrophien erwähnen, da dasselbe, nach meiner Ansicht, sehr vieles von Wert für die Beurteilung unseres Gegenstandes, der Antipoden, bietet. Der Verfasser teilt die im Pflanzenreich vorkommenden Hypertrophien in zwei Gruppen ein. Die erste umfaßt die kataplastischen Zellhypertrophien, bei welchen eine regressive Veränderung des Zellencharakters eintritt, d. h. Plasma wird verbraucht, die Inhaltskörper degenerieren oder werden gelöst. Die prosoplastischen Hypertrophien dagegen umfassen Zellen, deren Charakter progressive Veränderungen zeigt. Diese Zellen speichern

Eiweiß, Stärke u. a. in sich auf. Bei ihnen ist das abnormale Wachstum, wenn nicht durch Überernährung bedingt, so doch vielfach von einer reichlichen Nährstoffzufuhr augenscheinlich begleitet. In ihnen läßt sich oft eine Anreicherung an Plasma und Vermehrung der Kerne nachweisen. Zu diesen Hypertrophien zählen die vielkernigen Riesenzellen, Zellen also, deren Volumenzunahme mit einer reichlichen Vermehrung des Plasmagehalts verbunden ist. Küster fügt endlich den Zeilen über die Riesenzellen folgendes zu: „Vermehrung der Kernsubstanz und Teilung der Kerne auf einen der beiden bekannten Wege werden zweifellos auf diejenigen Hypertrophien beschränkt bleiben, dessen Protoplasma sich reichlich vermehrt.“ Wenn ich jetzt die Antipoden mit den erwähnten Drüsenzellen und Hypertrophien vergleiche, muß ich zu dem Schluß kommen, daß die Antipodenzellen den Hypertrophien am nächsten stehen, ja zu diesen Zellbildungen zählen. Die Gründe für diese Behauptung ergeben sich aus folgender Diskussion.

Was dann zuerst den Vergleich der Antipoden mit den Drüsenzellen der Septalnektarien betrifft, hinkt dieser recht beträchtlich, da die Kerne der letzteren (77, S. 50—70) sich im Laufe der Entwicklung und der Tätigkeit der Drüsen ganz anders verhalten, als wir von unseren Antipodenkernen kennen gelernt haben. Wenn die Sekretion der Nektariendrüsen ihren Höhepunkt erreicht, sind die Kerne von bedeutender Größe. Gegen Ende derselben zeigen dagegen die Zellen keine oder ganz kleine Kerne, deren Nucleolen an Größe und Anzahl abgenommen haben. Hier und da fand Schniewind-Thies sogar nur einen Nucleolus als Rest des früheren Kerns. Ein Blick auf den von mir besprochenen Entwicklungsgang der Antipoden und ihrer Kerne genügt, um sich von der Unhaltbarkeit der Vergleichung von Antipoden mit Drüsenzellen zu überzeugen.

Die von Korschelt für die Eizellen von *Dytiscus* (50), von Hermann bei sezernierenden Drüsen von Salamander und Kaninchen (36) und schließlich die bei den Drüsenzellen von *Drosera* von Rosenberg (70) und Huie (44 u. 45) beobachteten, mit dem Verlauf der Sekretion verbundenen Veränderungen der Kerne treten, wie aus dem Überblick der Morphologie der Antipoden speziell hervorgeht, niemals bei den Antipoden auf. Die Antipodenkerne zeigen in keinem einzigen Fall während ihrer Entwicklung regressive Veränderungen. Ihr Chromatingehalt vermehrt sich immer mehr, aber unter gleichzeitiger Zunahme des Kernvolumens. Die Kernkörperchen der Antipodenkerne zeigen auch ein ganz anderes Verhalten als bei den sezernierenden Drüsenzellen. Je mehr die Kerne an Größe zunehmen, desto gewaltigere Formen bekommen ihre Nucleolen.

Hiermit habe ich meines Erachtens zur Genüge gezeigt, wie unwahrscheinlich die Hypothesen von irgend welcher ernährungsphysiologischen Funktion der Antipoden sind.[1]) Ich will aber hier

---

[1]) E. Hanig neigt auch scheinbar zu dieser Ansicht. In seinem, nach dem Abschluß dieser Arbeit, veröffentlichten Referat der Lötscher'schen

betonen, daß wir die Hypothesen erst dann als widerlegt ansehen dürfen, wenn sie sich auch bei mit Erfolg gemachten physiologischen Versuchen unhaltbar zeigen.

Sehen wir jetzt zu, wie eine Vergleichung der Antipoden mit den hypertrophierten Zellbildungen ausfällt!

Als hypertrophiert dürfen wir sicher die von Zacharias (99) bei den keimenden Samen von *Ricinus* und *Pinus* beobachtete Kernvergrößerung bezeichnen. Die Kerne des ruhenden Endosperms sind noch erhalten und sobald die Keimung anfängt, werden sie von einer an Nährstoffen sehr reichen Lösung umspült, von welcher sie profitieren; dabei nehmen sie an Volumen zu. Unter ganz ähnlichen Bedingungen entwickeln sich auch die Antipoden. Ihre Kerne vermehren sich auch ganz wie Prillieux (68) und Olivier (64) für hypertrophierte Zellen festgestellt haben. Die Antipoden sind immer sehr plasmareich, wie auch Küster (51) für die prosoplastisch hypertrophierten Zellen angibt. Wie jene speichern die Antipoden Eiweißstoffe und für die Bereitung dieser notwendige Kohlehydrate auf. Ein Beweis dafür, daß Nährstoffe in reichlicher Menge an der Basis des Embryosackes eintreten, ist, meiner Meinung nach, auch die Tatsache, daß die Endospermkerne in dieser Gegend oft rasch an Größe zunehmen, ja hier und da ein recht beträchtliches Volumen zeigen. Die Fig. 72 veranschaulicht solche hypertrophierte Endospermkerne bei *Clematis*. Fig. 63 zeigt einen Endospermkern aus dem basalen Teil des Embryosackes bei *Anemone Hepatica*. Hier ist die Hypertrophie noch ausgeprägter als bei *Clematis*. Aus den Fig. 72 und 73 geht der Größenunterschied zwischen den am unteren und den am Mikropylende liegenden Endospermkernen hervor. Die Antipoden zeigen auch sehr nahe Beziehungen zu den Riesenzellen, wenn sie auch nicht in allen Fällen eine als riesig zu bezeichnende Größe erreichen. Aus den von mir angestellten Messungen geht aber hervor, daß das Maximalvolumen der Antipoden oft etwa zweihundertmal das jüngste Stadium der Zellen übertrifft. Das für die von Küster behandelten Riesenzellen charakteristische Verhalten der Kerne zeigen nicht nur die Antipoden der von mir studierten, sondern auch diejenigen anderer Familien. Die Chromatinsubstanz nimmt an Masse immer zu und Teilungen der Kerne sind nichts außergewöhnliches.

Aus den vorliegenden Untersuchungen der Antipoden in den Familien der Ranunculaceen, der Berberidaceen und der Papaveraceen geht wohl hervor, daß die Antipoden, die phylogenetisch unzweifelhaft als vegetativer Rest des weiblichen Prothallium zu betrachten sind, in den besprochenen, zum Teil auch in anderen Familien, infolge besonderer physiologischer Verhältnisse zu Zellhypertrophien geworden sind. Sie haben die Größe von Riesenzellen erhalten, zeichnen sich durch reichlichen

---

Dissertation (Bot. Ztg. Nr. 14/15, 1905) äußert er sich folgendermaßen: „Wenn die Antipoden Rudimente eines Organes der Phanerogamen-Vorfahren sind, so brauchen sie keineswegs jetzt noch eine für die Pflanze nützliche Funktion auszuüben“.

Plasmagehalt, außerordentlich große Kerne aus, denen häufig noch die Fähigkeit zu mehr oder weniger typisch verlaufender Karyokinese zukommt. Sie liegen in der Leitungsbahn, durch welche dem Endosperm und dem Embryo die Nährstoffe von der Leitbündelendigung der Chalaza zugeführt werden. Ein Teil der sie passierenden Nährstoffe wird von ihnen zur eigenen Vergrößerung verbraucht. Anhaltspunkte zur Annahme einer resorbierenden, verarbeitenden, haustoriellen oder sekretorischen Tätigkeit zu Gunsten des Embryosackinhalts sind dagegen nicht vorhanden.

Verzeichnis der berücksichtigten Literatur.

1. Andrews, F. M.: Development of the embryosac of Jeffersonia diphylla. (Bot. Gazette. Vol. XX. 1895.)
2. Areschoug, F. W. C.: Det fanerogama embryots nutrition. (Lunds univ. årsskrift. Lund. Tome XXX. 1894.)
3. Balicka-Iwanowska, G.: Contribution à l'étude du sac embryonnaire chez certain Gamopétales. (Flora. Bd. LXXXVI. 1899.)
4. Benson, M.: Contributions to the embryology of the Amentiferae. Part. I. (The Trans. of the Linn. Soc. of London. Ser. 2. Vol. III. 1888—1894.)
5. Billings, F. H.: Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung. (Flora. Bd. LXXXVIII. 1901.)
6. Campbell, D. H.: The development of the flower and embryo in Lilaea subulata. (Ann. of Botany. Vol. XII. 1898.)
7. —: Die Entwicklung des Embryosackes von Peperomia pellucida. (Ber. d. d. bot. Gesellsch. 1899.)
8. —: Notes on the structure of the embryosac in Sparganium and Lysichiton. (Bot. Gaz. Vol. XXVII. 1899.)
9. —: Studies on the Araceae. (Annals of Botany. Vol. XIV. 1900.)
10. Cannon, W. A.: A morphological study of the flower and embryo of the wild oat, Avena fatua. (Proceed. of the Californ. Acad. Sci. III. 1900.)
11. Chamberlain, C. J.: The embryosac of Aster novae-angliae. (Bot. Gaz. Vol. XX. 1895.)
12. —: Contribution to the life-history of Salix. (Bot. Gaz. XXIII. 1897.)
13. Chodat, R. et Bernard, C.: Sur le sac embryonnaire de l'Helosis guayanensis. (Journ. de Botanique. XIV. 1900.)
14. Conrad, A. H.: A contribution to life-history of Quercus. (Bot. Gazette. Vol. XXIV. 1900.)
15. Coulter, J. M.: Contribution to the life-history of Ranunculus. (Bot. Gazette. Vol. XXV. 1898.)
16. Coulter, J. M. and Chamberlain, C. J.: Morphology of angiosperms. New York 1903.
17. Czapek, F.: Biochemie der Pflanzen. Bd. I. 1905.
18. Dunn, L. B.: Morphology of the development of the ovule in Delphinium exaltatum. (Proc of Amer. Ass Adv. Sci. 1900.)
19. Engler, A. und Prantl., K.: Die natürlichen Pflanzenfamilien. Teil III. Leipzig 1894.
20. Ernst, A.: Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung des Embryosackes und des Embryo (Polyembryonie) von Tulipa Gesneriana. (Flora. Bd. LXXXVIII. 1901.)
21. Fischer, A.: Zur Kenntnis der Embryosackentwicklung einiger Angiospermen. (Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XIV. 1880.)
22. Frye, Th. C.: The embryosac of Casuariana stricta. (Bot. Gaz. Vol. XXXVI. 1903.)
23. Goebel, K.: Organographie der Pflanzen insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. Jena 1898—1901.

24. Goldflus, M.: Sur la structure et les fonctions de l'assise épithéliales et des antipodes chez les composées. (Journ. de Bot. Tome XII—XIII. 1898—1899.)
25. Guignard, L.: Recherches d'embryogénie végétale comparée. 1ère mém.: Légumineuses. (Ann. de sci nat. Sér. VI (Bot.). Tome XII. 1881.)
26. —: Sur l'origine du sac embryonnaire et le role des antipodes. (Bull. de la soc. bot. de France. Sér. II. Tome XXVIII. 1881.)
27. —: Recherches sur le sac embryonnaire des phanérogames angiospermes. (Ann. des sci. nat. bot. Sér. VI. (Bot.). Tome XIII. 1882.)
28. —: Le double fécondation chez les Rénonculacées. (Journ. de Botanique. Tome XV. 1901.)
29. —: La double fécondation chez les Solanées. (Journ. de Bot. Tome XVI. 1902.)
30. Haberlandt, G.: Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 1904.
31. Hall, J. G.: An embryological study of Limnocharis emarginata. (Bot. Gaz. Vol. XXXIII. 1902.)
32. Hegelmaier, F.: Vergleichende Untersuchungen über Entwicklung dikotyler Keime mit Berücksichtigung der Pseudo-Monokotyledonen. Stuttgart 1878.
33. —: Über aus mehrkernigen Zellen aufgebaute Dikotyledonen-Keimträger. (Bot. Zeitg. 1880.)
34. —: Untersuchungen über die Morphologie des Dikotyledonen-Endosperms. (Nova acta ac. Caes. Leop.-Carol. G. Nat. cur. Bd. XLIX. 1887.)
35. —: Über den Keimsack einiger Compositen und dessen Umhüllung. (Bot. Zeitg. 1889.)
36. Hermann, F.: Über regressive Metamorphosen des Zellkerns. (Anatom. Anzeiger. Jena 1888.)
37. Hill, Th. G.: The structure and development of Triglochin maritimum. (Ann. of Botan. Vol. XIV. 1900.)
38. Hofmeister, F.: Die chemische Organisation der Zelle. (Naturw. Rundschau. 1901.)
39. Hofmeister, W.: Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen. 1849. (Cit. bei Westermaier M.: siehe 97!)
40. —: Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. (Pringsheim. Jahrb. f. wiss. Bot. 1858.)
41. —: Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. (Abh. d. k. S. Gesells. d. Wiss. VI. 1859.)
42. —: Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig. 1867.
43. d'Hubert, E: Recherches sur le sac embryonnaire. (Ann. d. sci. nat. (Bot.) Sér. VIII. Tom. II. 1895.)
44. Huie, L. H.: Changes in the cellorgans of Drosera rotundifolia, produced by feeding with egg-albumen. (Quarterly Journ. of Micr. Sci. Vol. 39. London 1897.)
45. —: Further study of cytological changes produced in Drosera. (Quarterly Journ. of Micr. Sci. Vol. 42. London 1899.)
46. Ikeda, T.: Studies in the physiological functions of antipodals and related phenomena of fertilization in Liliaceae. 1. Tricyrtis hirta. (The Bull. of the College of Agricult., Tokyo Imperial University. Vol. V. 1902.)
47. Johnson. D. S.: On the development of certain Piperaceae. (Bot. Gaz. Vol XXXIV. 1902.)
48. Karsten, G.: Über die Entwicklung der weiblichen Blüten bei einigen Juglandaceen. (Flora. Bd. XC. 1902.)
49. Koorders, S. H.: Über die Blütenknospenhydathoden einiger tropischer Pflanzen. (Ann. du Jardin bot. de Buitenzorg. Vol. XIV. 1897.)
50. Korschelt, E.: Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. (Zool. Jahrb. Abteil. für Anatom. und Ontog. der Tiere. Bd. IV. Jena 1891.)
51. Küster, E.: Pathologische Pflanzenanatomie. Jena 1903.
52. Laurent, M.: Recherches sur le developpement des Joncées. (Ann. d. sci. nat. Sér. VIII (Bot.). Tome XIX. Paris 1904.)
53. Lidforss, B.: Über die Wirkungssphäre der Glycose- und Gerbstoffreagentien. Lunds univ. årsskr. Tome XXVIII. (Lund 1892.)
54. Lloyd, F. E.: The comparative embryology of the Rubiaceae. (Mem. of the Torrey Bot. Club. Vol. VIII. 1899.)

55. Lötscher, P. K.: Über den Bau und die Funktion der Antipoden in der Angiospermen-Samenanlage. [Diss.] Freiburg 1905. (Sonderabdr. aus Flora. Bd. XCIV. 1905.)
56. Lotsy, J. P.: Contributions to the life-history of the Gnetum. (Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg. Sér. II. Vol. I. 1899.)
57. Magnus, W.: Studien an der endotrophen Mycorrhiza von Neottia Nidus avis. L. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXV. Berlin 1901.)
58. Mann, G.: The embryosac of Myosurus minimus L. (Transact. and Proceed. of the Bot. Soc. of Edinburgh. 1892.)
59. Merrell, W. D.: A contribution to the life-history of Silphium. (Bot. Gaz. Vol. XXIX. 1900.)
60. Meyer, Arthur: Die Grundlagen und die Methoden für die mikroskopische Untersuchung von Pflanzenpulvern. Jena 1901.
61. Mottier, D. M.: On the embryosac and embryo of Senecio aureus. (Bot. Gaz. Vol. XVIII. 1893.)
62. —: Contributions to the embryology of the Ranunculaceae. (Bot. Gaz. Vol. XX. 1895.)
63. Murbeck, S.: Über Anomalien im Bau des Nucellus und des Embryosackes bei parthenogenetischen Arten der Gattung Alchemilla. (Lunds univ. årsskrift. XXXVIII. 1902.)
64. Olivier, L.: Expériences sur l'accroissement des cellules et la multiplication des noyaux. (Bull. de la soc. bot de France. Sér. II. Tome IV. 1882.)
65. Opperman, M.: A contribution to the life-history of Aster. (Bot. Gaz. Vol. XXXVII. 1904.)
66. Osterwalder, A.: Beiträge zur Embryologie von *Aconitum Napellus L.* (Flora. Bd. 85. 1898.)
67. Overton, J. B.: Parthenogenesis in *Thalictrum purpurascens.* (Bot. Gaz. Vol. XXXIII. 1902.)
68. Prillieux, E.: Hypertrophie et multiplication des noyaux dans les cellules hypertrophiées des plantes. (Compt. rend. hebd. des séanc. de l'acad. des sciences. Tome 92. Paris 1881.)
69. Prohaska, K.: Der Embryosack und die Endospermbildung in der Gattung Daphne. (Bot. Zeitg. 1883.)
70. Rosenberg, O.: Physiologisch-cytologische Untersuchungen über Drosera rotundifolia L. Upsala 1899.
71. —: Über die Embryologie von Zostera marina L. (Bihang till k. Sv. Vet.-Akad. Handl. Bd. 27. Afd. III. No. 6. Stockholm 1901.)
72. —: Über die Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. (Flora. Bd. 93. 1904.)
73. Schacht, H.: Der Baum. Berlin 1860.
74. Schaffner, J. H.: The embryosac of Alisma Plantago. (Bot. Gaz. Vol. XXI. 1896.)
75. —: The development of the stamens and carpels of Typha latifolia. (Bot. Gaz. Vol. XXIII. 1897.)
76. Schmid, E.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Scrophulariaceen (wird nächstens als Dissertation veröffentlicht werden). Zürich 1905.
77. Schniewind-Thies, J.: Beiträge zur Kenntnis der Septalnektarien. Jena 1897.
78. Schwere, S.: Zur Entwicklungsgeschichte der Frucht von Taraxacum officinale Web. Ein Beitrag zur Embryologie der Compositen. (Flora Bd. 82. 1896.)
79. Shibata, K.: Experimentelle Studien über die Entwicklung des Endosperms bei Monotropa. (Vorläufige Mitteilung). (Biol. Centralbl. XXII. 1902.)
80. Strasburger, E.: Über Befruchtung und Zellteilung. Jena 1878.
81. —: Die Angiospermen und die Gymnospermen. Jena 1879.
82. —: Zellbildung und Zellteilung. Jena 1880.
83. —: Einige Bemerkungen über vielkernige Zellen und über die Embryogenie von Lupinus. (Bot. Ztg. 1880.)
84. —: Einige Bemerkungen zur Frage nach der „doppelten Befruchtung“ bei den Angiospermen. (Bot. Zeitg. 1900.)

85. Strasburger, E., Noll, F., Schenk. H. und Karsten. G.: Lehrbuch der Botanik. VI. Auflage. Jena 1904.
86. Tannert, P.: Entwicklung und Bau der Blüte und Frucht von *Avena sativa L.* [Dissertation] Zürich 1905.
87. Thomas, E. N.: Double fertilization in a Dicotyledon. — *Caltha palustris.* (Ann. of Botany Vol. XIV. 1900.)
88. Tischler, G.: Referat der Dissertation „Über den Bau und die Funktion der Antipoden in der Angiospermen-Samenanlage" von P. K. Lötscher, Freiburg 1905. (Bot. Centralblatt. Bd. XCVIII. 1905.)
89. Tretjakow, S.: Die Beteiligung der Antipoden in Fällen der Polyembryonie bei *Allium odorum L.* (Ber. d. d. bot. Ges. Bd. XIII. 1895.)
90. Treub, M.: Sur les Casuarinées et leur place dans le système naturel. (Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg. Vol. X. 1891.)
91. Vesque, J., Developpement du sac embryonnaire des Phanérogames angiospermes. (Ann. des sciences nat. Bot. Tome VI. 1878.)
92. Vesque, J.: Nouvelles recherches sur le developpement du sac embryonnaire des Phanérogames angiospermes. (Ann. d. sciences nat. Bot. Tome VIII. 1878.)
93. Vogl, A. E.: Die wichtigsten vegetabilischen Nahrungs- und Genußmittel. Berlin—Wien 1899.
94. Ward, H. M.: A contribution to our knowledge of the embryosac in angiosperms. (Journ. of the Linn. Society bot. 17. 1880.)
95. Warming, E.: Handbuch der systematischen Botanik. (Deutsche Ausgabe v. Knoblauch.) Berlin 1890.
96. —: Handbuch der systematischen Botanik. (Deutsche Ausgabe von M. Möbius.) Berlin 1902.
97. Westermaier, M.: Zur Embryologie der Phanerogamen, insbesondere über die sogenannten Antipoden. (Nova acta der kaiserl. Leop.-Carol. Deutsch. Akad. der Naturf. Bd. LVII. 1890.)
98. —: Zur Physiologie und Morphologie der Angiospermen-Samenknospe. (Beitr. zur Wiss. Bot. Bd. I. Abt. II. Stuttgart 1896.)
99. —: Berichtigung zu meiner Arbeit „Zur Physiologie. und Morphologie der Angiospermen-Samenknospe". (Ber. d. d. bot. Gesell. Bd. XIV. 1896.)
100. Zacharias, E.: Über das Verhalten des Zellkerns in wachsenden Zellen. (Flora Bd. 81. 1895.)

Erklärung der Tafeln.

Tafel I.

Fig. 1—23.

Fig. 1. *Paeonia peregrina.* Längsschnitt durch die Antipodenregion kurz nach der Verschmelzung der Polkerne. Vergr. 600/1.
Fig. 2. *Paeonia peregrina.* Längsschnitt durch die Antipodenregion und die „zuführenden" Zellen. Vergr. 600/1.
Fig. 3. *Paeonia tenuifolia.* Degeneration der Antipodengruppe. Vergr. 600/1.
Fig. 4. *Caltha palustris.* Embryosack im Längsschnitt. Vergr. 600/1.
Fig. 5. *Caltha palustris.* Älterer Embryosack im Längsschnitt. Vergr. 600/1.
Fig. 6. *Caltha palustris.* Längsschnitt der Antipodenregion mit anschließenden Nucelluszellen. Erste Teilung des Antipodenkerns. Vergr. 600/1.
Fig. 7. *Caltha palustris.* Ein- und zweikernige Antipoden im Längsschnitt. Vergr. 600/1.
Fig. 8. *Caltha palustris.* Vor der Verschmelzung der Polkerne zweikernige Antipoden. Vergr. 600/1.
Fig. 9. *Caltha palustris.* Zweite Teilung der Antipodenkerne. Vergr. 600/1.
Fig. 10. *Caltha palustris.* Höchste Entwicklungsstufe der Antipoden. Der Kern der Antipode zeigt schon den Anfang der Zerfallteilung. (Eine größere Anzahl freier Endospermkerne vorhanden.) Vergr. 600/1.
Fig. 11. *Caltha palustris.* Ein Teil einer degenerierenden Antipode im Längsschnitt. Vergr. 600/1.
Fig. 12. *Caltha palustris.* Endospermkerne. Vergr. 600/1.

Fig. 13. *Trollius europaeus.* Längsschnitt durch den Embryosack. Vergr. 600/1.
Fig. 14. *Trollius europaeus.* Längsschnitt der Antipoden, welche beide zweikernig sind. Vergr. 600/1.
Fig. 15. *Trollius europaeus.* Längsschnitt der Embryosackbasis. Die Antipoden ruhen jetzt auf einem kleinen Postament. Vergr. 600/1.
Fig. 16. *Helleborus foetidus.* Längsschnitt des Embryosackes vor der Verschmelzung der Polkerne; der eine Polkern liegt gerade unter dem auf der Zeichnung sichtbaren. Vergr. 175/1.
Fig. 17. *Helleborus foetidus.* Längschnitt durch den Embryosack. Primärer Endospermkern ist gebildet. Vergr. 175/1.
Fig. 18. *Helleborus foetidus.* Älteres Stadium des Embryosackes. Vergr. 175/1.
Fig. 19. *Helleborus niger.* Die Antipoden im Längsschnitt. Vergr. 175/1.
Fig. 20. *Helleborus orientalis.* Degeneration der Antipoden. Vergr. 175/1.
Fig. 21. *Helleborus orientalis.* Degeneration der Antipoden: späteres Stadium als in Fig. 20. Vergr. 175/1.
Fig. 22. *Eranthis hiemalis.* Längsschnitt der unteren Hälfte des Embryosackes. Antipoden schon vor der Verschmelzung der Polkerne zweikernig. Vergr. 600/1.
Fig. 23. *Eranthis hiemalis.* Die Antipodenregion im Längsschnitt. Die linke Antipode vierkernig, die andere zweikernig. Vergr. 600/1.

Tafel II.

Fig. 24—49.

Fig. 24. *Eranthis hiemalis.* Längsschnitt einer Antipode, gleich vor dem Anfang der Degeneration. Vergr. 600/1.
Fig. 25. *Eranthis hiemalis.* Teilung der freien Endospermkerne. Die schattierten Kugeln im Plasma sind ausgestoßene Nucleolarsubstanz. Die unschattierten Kreise stellen Amylodextrinkörner dar. Vergr. 600/1.
Fig. 26. *Eranthis hiemalis.* Ruhende Endospermkerne. Im Embryosackplasma sind Kugeln von Nucleolarsubstanz sichtbar. Vergr. 600/1.
Fig. 27. *Nigella arvensis.* Längsschnitt der Antipodenregion. Der primäre Endospermkern sehr jung. Vergr. 600/1.
Fig. 28. *Nigella arvensis.* Älteres Stadium in der Embryosackentwicklung im Längsschnitt. An der linken Seite des kleinen Antipodenpostaments ist eine schwache Vertiefung des Embryosackes bemerkbar. Vergr. 600/1.
Fig. 29. *Nigella arvensis.* Vollständig lateral gelegene Antipodengruppe, gleich vor dem Anfang der Obliteration. Vergr. 600/1.
Fig. 30. *Nigella arvensis.* Querschnitt einer Antipode auf ungefähr demselben Stadium wie in der Fig. 29. Vergr. 600/1.
Fig. 31. *Isopyrum fumarioides.* Längsschnitt durch den basalen Teil des Embryosackes. Junges Stadium. Vergr. 600/1.
Fig. 32. *Isopyrum fumarioides.* Ältere Antipoden im Längsschnitt. Vergr. 600/1.
Fig. 33. *Isopyrum fumarioides.* Längsschnitt der Antipodenregion gleich vor der Teilung des primären Endospermkerns. Vergr. 600/1.
Fig. 34. *Isopyrum fumarioides.* Längsschnitt der Antipoden nach der Bildung einer Anzahl freier Endospermkerne. Die Zellen sind sehr reich an Amylodextrinkörnern. Vergr. 600/1.
Fig. 35. *Isopyrum fumarioides.* Degenerationserscheinungen an den Antipodenkernen. Vergr. 600/1.
Fig. 36. *Actaea spicata.* Längsschnitt durch einen jungen Embryosack. Vergr. 600/1.
Fig. 37. *Actaea spicata.* Ältere Antipoden im Längsschnitt. Vergr. 600/1.
Fig. 38. *Actaea spicata.* Übereinander gelagerte Antipoden. Vergr. 600/1.
Fig. 39. *Actaea spicata.* Längsschnitt durch alte Antipoden. Vergr. 600/1.
Fig. 40. *Actaea Cimicifuga.* Längsschnitt des unteren Teils des Embryosacks. Vergr. 600/1.
Fig. 41. *Actaea Cimicifuga.* Längsschnitt der Antipodengruppe. Vergr. 600/1.
Fig. 42. *Actaea Cimicifuga.* Längsschnitt der aus vier Zellen bestehenden Antipodengruppe. Vergr. 600/1.
Fig. 43. *Actaea Cimicifuga.* Zweikernige, basal gelegene Antipode. Vergr. 600/1.
Fig. 44. *Actaea Cimicifuga.* Degeneration eines Antipodenkerns. Vergr. 600/1.

Fig. 45. *Aquilegia Haenkeana.* Einkernige Antipoden vor der Verschmelzung der Polkerne. Vergr. 600/1.
Fig. 46. *Aquilegia vulgaris.* Älteres Stadium der Antipoden, welche jetzt zweikernig geworden sind. Vergr. 600/1.
Fig. 47. *Aquilegia Haenkeana.* Siehe Tafel III!
Fig. 48. *Aquilegia vulgaris.* Degenerierender Antipodenkern im Querschnitt. Vergr. 600/1.
Fig. 49. *Aquilegia Haenkeana.* Degenerierender Antipodenkern von der Fläche. Vergr. 600/1.

Tafel III.

Fig. 50—78.

Fig. 47. *Aquilegia Haenkeana.* Längsschnitt der Antipodengruppe nach der Bildung freier Endospermkerne. Die Antipodenkerne verschmelzen eben mit einander. Vergr. 600/1.
Fig. 50. *Delphinium elatum.* Längsschnitt der basalen Hälfte des Embryosackes vor der Vereinigung der Polkerne. Vergr. 600/1.
Fig. 51. *Delphinium Consolida.* Längsschnitt durch die Antipodenregion; der primäre Endospermkern ist noch jung. Vergr. 600/1.
Fig. 52. *Delphinium nudicaule.* Antipoden vor der Teilung des primären Endospermkerns. Vergr. 600/1.
Fig. 53. *Delphinium nudicaule.* Antipode nach der Bildung einiger Endospermkerne. Vergr. 600/1.
Fig. 54. *Delphinium formosum* Degeneration des Antipodenkerns vor der Teilung des primären Endospermkerns. Vergr. 600/1.
Fig. 55. *Aconitum Napellus.* Junge Antipoden im Längsschnitt. Vergr. 600/1.
Fig. 56. *Aconitum Napellus.* Die Antipoden gleich vor der Teilung des primären Endospermkerns. Vergr. 600/1.
Fig. 57. *Anemone Pulsatilla.* Kernteilungen in den jungen Antipoden. Vergr. 600/1.
Fig. 58. *Anemone alpina sulphurea.* Zweikernige Antipoden. Vergr. 600/1.
Fig. 59. *Anemone Pulsatilla.* Einkernige Antipoden im Längsschnitt. Vergr. 600/1.
Fig. 60. *Anemone nemorosa.* Zweikernige Antipoden gleich vor der Teilung des primären Endospermkerns. Im Nucleolus des primären Endospermkerns sind krystallähnliche Körper sichtbar. Vergr. 600/1.
Fig. 61. *Anemone Hepatica.* Kernteilungen in alten Antipoden. Vergr. 600/1.
Fig. 62. *Anemone Hepatica.* Kernfragmente alter, degenerierender Antipoden. Vergr. 600/1.
Fig. 63. *Anemone Hepatica.* Endospermkern. Vergr. 600/1.
Fig. 64. *Clematis orientalis.* Kernteilung in einer jungen Antipode. Vergr. 600/1.
Fig. 65. *Clematis orientalis.* Einkernige Antipoden im Längsschnitt. Vergr. 600/1.
Fig. 66. *Clematis Atragene.* Kernteilungen in den Antipoden. Vergr. 600/1.
Fig. 67. *Clematis Flammula.* Anfangsstadium der Zerfallteilung eines Antipodenkerns. Vergr. 600/1.
Fig. 68. *Clematis orientalis.* Siehe Tafel IV!
Fig. 69. *Clematis orientalis.* Fragmentation eines Antipodenkerns. Vergr. 1400/1.
Fig. 70. *Clematis Flammula.* Fragmente der Antipodenkerne. Vergr. 600/1.
Fig. 71. *Clematis Atragene.* Fragmente der Antipodenkerne. Vergr. 600/1.
Fig. 72. *Clematis Atragene.* Endospermkerne aus der unteren Hälfte des Embryosackes. Vergr. 600/1.
Fig. 73. *Clematis Atragene.* Endospermkerne aus der oberen Hälfte des Embryosackes. Vergr. 600/1.
Fig. 74. *Myosurus minimus.* Junger Embryosack im Längsschnitt. Vergr. 600/1.
Fig. 75. *Myosurus minimus.* Älteres Stadium in der Antipodenentwicklung. Vergr. 600/1.
Fig. 76. *Myosurus minimus.* Siehe Tafel IV!
Fig. 77. *Myosurus minimus.* Alte Antipoden im Längsschnitt. Vergr. 600/1.
Fig. 78. *Myosurus minimus.* Degenerierende Antipoden, vom Endosperm vollständig umschlossen. Vergr. 600/1.

Tafel IV.

Fig. 79—106.

Fig. 68. *Clematis orientalis.* Alte Antipoden auf Postament. Vergr. 600/1.
Fig. 76. *Myosurus minimus.* Längsschnitt durch den Embryosack nach der Bildung einiger weniger Endospermkerne. Vergr. 600/1.
Fig. 79. *Trautvetteria palmata.* Längsschnitt eines jungen Embryosackes. Vergr. 600/1.
Fig. 80. *Trautvetteria palmata.* Längsschnitt durch einen älteren Embryosack. Vergr. 600/1.
Fig. 81. *Trautvetteria palmata.* Antipodengruppe im Längsschnitt nach der Teilung des primären Endospermkerns. Verg. 600/1.
Fig. 82. *Ranunculus acer.* Längsschnitt durch den Embryosack vor der Vereinigung der Polkerne. Vergr. 600/1.
Fig. 83. *Ranunculus acer.* Antipoden nach der Bildung des primären Endospermkerns. Vergr. 600/1
Fig. 84. *Ranunculus anemonefolius.* Junge Antipoden nach der Verschmelzung der Polkerne. Vergr. 600/1.
Fig. 85. *Ranunculus repens.* Junge Antipoden im Längsschnitt. Vergr. 600/1.
Fig. 86. *Ranunculus bulbosus.* Antipoden auf einem älteren Stadium des primären Endospermkerns. Vergr. 600/1.
Fig. 87. *Ranunculus arvensis.* Antipoden im Längsschnitt nach der Bildung des primären Endospermkerns. Vergr. 600/1.
Fig. 88. *Ranunculus anemonefolius.* Älteres Stadium der Antipoden und des primären Endospermkerns. Vergr. 600/1.
Fig. 89. *Ranunculus repens.* Zweikernige Antipoden im Längsschnitt. Vergr. 600/1.
Fig. 90. *Ranunculus falcatus.* Embryosack im Längsschnitt. Vergr. 600/1.
Fig. 91. *Ranunculus bulbosus.* Längsschnitt älterer Antipoden. Vergr. 600/1.
Fig. 92. *Ranunculus aconitifolius.* Unregelmäßig geformte Antipoden. Vergr. 600/1.
Fig. 93. *Ranunculus repens.* Längsschnitt der Antipoden. Eine kleine Anlage eines Postamentes vorhanden. Vergr. 600/1.
Fig. 94. *Ranunculus Lingua.* Längsschnitt der Antipodengruppe. Vergr. 600/1.
Fig. 95. *Ranunculus aconitifolius.* Antipoden gleich vor der Teilung des primären Endospermkerns. Vergr 600/1.
Fig. 96. *Ranunculus repens.* Antipodengruppe auf einem hohen Postament gleich vor der Teilung des primären Endospermkerns. Vergr. 600/1.
Fig. 97. *Ranunculus montanus.* Die Antipoden auf demselben Stadium wie in 96. Die eine Antipode ist einkernig, die andere zweikernig. Vergr. 600/1.
Fig. 98. *Ranunculus bulbosus.* Antipode im Längsschnitt auf einem kleinen Postament. Vergr. 600/1.
Fig. 99. *Ranunculus Ficaria.* Siehe Tafel V!
Fig. 100. *Ranunculus Flammula.* Degeneration eines Antipodenkerns. Vergr. 600/1.
Fig. 101. *Thalictrum aquilegiaefolium.* Längsschnitt durch die basale Hälfte des Embryosackes vor der Vereinigung der Polkerne. Vergr. 600/1.
Fig. 102. *Thalictrum aquilegiaefolium.* Die Antipoden nach der Bildung des primären Endospermkerns. Vergr. 600/1.
Fig. 103. *Thalictrum galioides.* Längsschnitt durch einen jungen Embryosack. Die eine Antipode ist einkernig, die andere zweikernig. Vergr. 600/1.
Fig. 104. *Thalictrum galioides.* Einkernige Antipoden auf älterem Stadium. Vergr. 600/1.
Fig. 105. *Thalictrum minus.* Siehe Tafel V!
Fig. 106. *Thalictrum aquilegiaefolium.* Degenerierende Antipodenkerne. Vergr. 600/1.

Tafel V.

Fig. 107—126.

Fig. 99. *Ranunculus Ficaria.* Letztes Entwicklungsstadium der Antipoden. Die Degeneration der Kerne ist schon eingetreten. Vergr. 600/1.
Fig. 105. *Thalictrum minus.* Antipode im Längsschnitt gleich vor der Teilung des primären Endospermkerns. Vergr. 600/1.
Fig. 107. *Adonis aestivalis.* Junges Stadium der Antipodengruppe im Längsschnitt. Vergr. 600/1.

Fig. 108—109. *Adonis aestivalis.* Ein- und zweikernige Antipoden. Vergr. 600/1.
Fig. 110. *Adonis aestivalis.* Degenerierende Antipoden. Vergr. 600/1.
Fig. 111. *Podophyllum peltatum.*
a) Längsschnitt des Eiapparats. Unter dem Eiapparat liegt der eine Polkern. Vergr. 600/1.
b) Längsschnitt durch die Antipodenregion mit den drei Antipoden und dem zweiten Polkern. Vergr. 600/1.
Fig. 112. *Epimedium pinnatum.* Längsschnitt durch den Embryosack vor der Verschmelzung der Polkerne. Vergr. 600/1.
Fig. 113. *Epimedium pinnatum.* Ein älteres Stadium des Embryosackes, der primäre Endospermkern ist gebildet. Vergr. 600/1.
Fig. 114. *Epimedium pinnatum.* Degenerierende Antipoden. Vergr. 600/1.
Fig. 115. *Epimedium alpinum.* Antipoden im Längsschnitt gleich vor der Teilung des primären Endospermkerns. Vergr. 600/1.
Fig. 116. *Berberis vulgaris.* Längsschnitt durch den Embryosack vor der Vereinigung der Polkerne. Vergr. 600/1.
Fig. 117. *Berberis aquifolium.* Längsschnitt durch den Embryosack nach der Bildung des primären Endospermkerns. Vergr. 600/1.
Fig. 118. *Berberis aquifolium.* Anfangsstadium der Degeneration der Antipoden. Vergr. 600/1.
Fig. 119. *Hypecoum procumbens.* Längsschnitt durch einen jungen Embryosack. Vergr. 600/1.
Fig. 120. *Hypecoum procumbens.* Eine alte Antipode im Längsschnitt. Vergr. 600/1.
Fig. 121. *Hypecoum procumbens.* Embryo und Synergiden im Längsschnitt. Vergr. 600/1.
Fig. 122. *Hypecoum procumbens.* Kern einer alten, großen Synergide. Vergr. 600/1.
Fig. 123. *Hypecoum procumbens.* Kern einer noch älteren und größeren Synergide. Vergr. 600/1.
Fig. 124. *Hypecoum procumbens.* Kern degenerierender Antipoden. Vergr. 600/1.
Fig. 125. *Chelidonium majus.* Längsschnitt eines jungen Embryosackes. Vergr. 600/1.
Fig. 126. *Chelidonium majus.* Ältere Antipoden. Vergr. 600/1.

Tafel VI.

Fig. 127—145.

Fig. 127. *Glaucium flavum.* Längsschnitt durch einen jungen Embryosack. Vergr. 600/1.
Fig. 128. u. 129. *Glaucium flavum.* Längsschnitte durch ältere Embryosäcke. Vergr. 600/1.
Fig. 130. *Glaucium flavum.* Querschnitt durch eine Antipodengruppe desselben Alters wie in Fig. 129. Vergr. 600/1.
Fig. 131. *Glaucium flavum.* Längsschnitt durch die Antipodenregion nach der Bildung einer kleinen Zahl freier Endospermkerne. Vergr. 600/1.
Fig. 132. *Papaver Heldreichii.* Längsschnitt durch den Embryosack und den angrenzenden Nucellus vor der Vereinigung der Polkerne. Vergr. 600/1.
Fig. 133. *Papaver Heldreichii.* Späteres Stadium in der Embryosackentwicklung. Vergr. 600/1.
Fig. 134. *Papaver dubium.* Längsschnitt durch die untere Hälfte des Embryosackes. Antipoden schief basal gelagert. Vergr. 600/1.
Fig. 135. *Papaver bracteatum.* Antipode vor der Vereinigung der Polkerne auf einem kleinen Postament. Vergr. 600/1.
Fig. 136. *Papaver Heldreichii.* Antipoden kurz nach der Bildung des primären Endospermkerns. Vergr. 600/1.
Fig. 137. *Papaver somniferum.* Längsschnitt durch die Antipodengegend des Embryosackes nach der Entstehung einiger weniger Endospermkerne. Vergr. 600/1.
Fig. 138. *Papaver Heldreichii.* Kern einer alten, sehr großen Antipode. Vergr. 600/1.

Fig. 139. *Papaver dubium.* Eine aus fünf Zellen bestehende Antipodengruppe im Querschnitt. Vergr. 600/1.

Fig. 140. *Dicentra spectabilis.* Längsschnitt durch die Antipoden eines jungen Embryosackes. Vergr. 600/1.

Fig. 141. *Dicentra spectabilis.* Älteres Stadium der Antipoden im Längsschnitt. Vergr. 600/1.

Fig. 142. *Corydalis nobilis.* Junge Antipoden im Längsschnitt. Vergr. 600/1.

Fig. 143. *Corydalis nobilis.* Alte Antipoden, die schon in Degeneration begriffen sind. Vergr. 600/1.

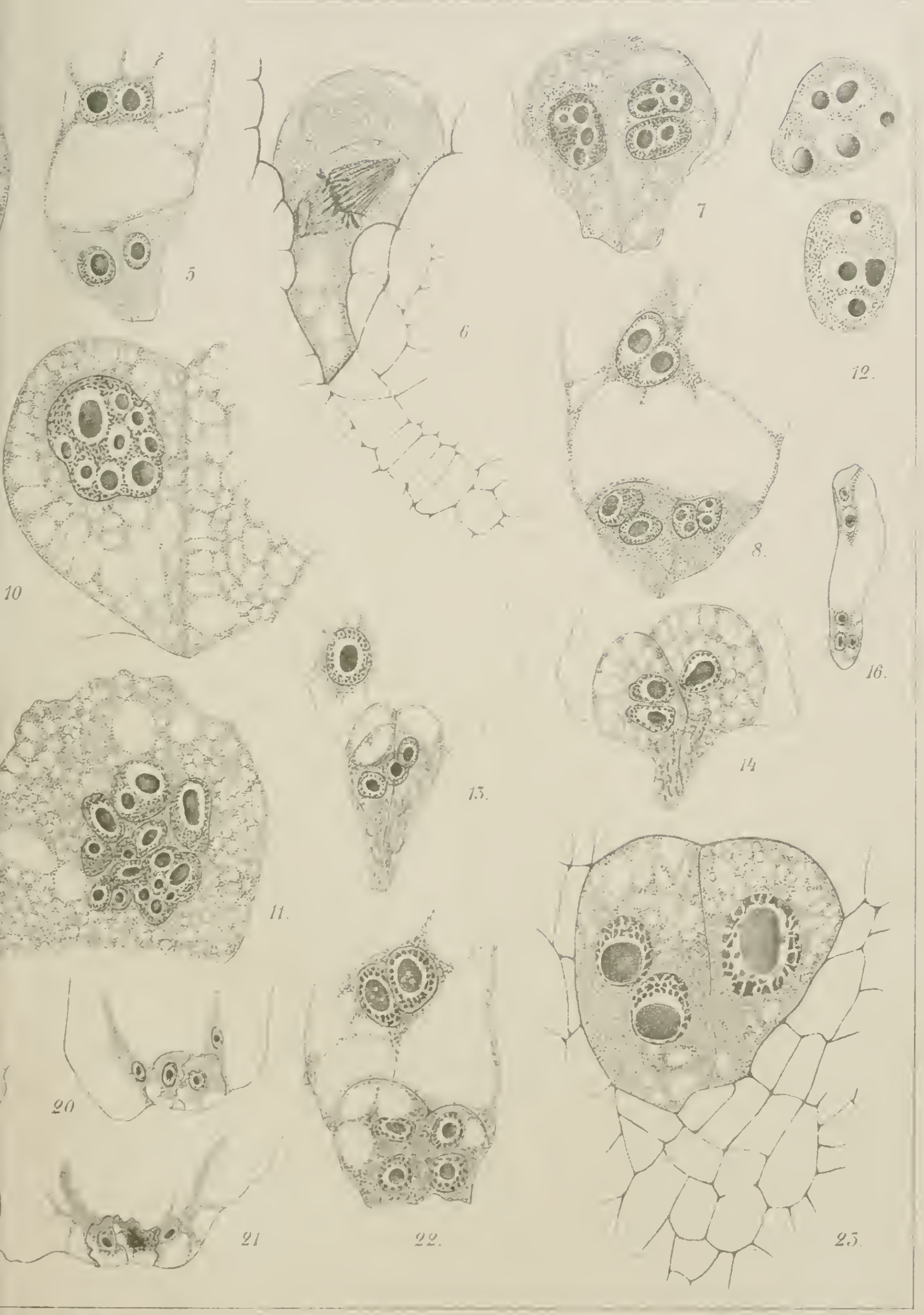
Fig. 144. *Fumaria officinalis.* Längsschnitt eines etwas älteren Embryosackes als in der Fig. 142. Vergr. 600/1.

Fig. 145. *Fumaria officinalis.* Degenerierender Antipodenkern. Vergr. 600/1.

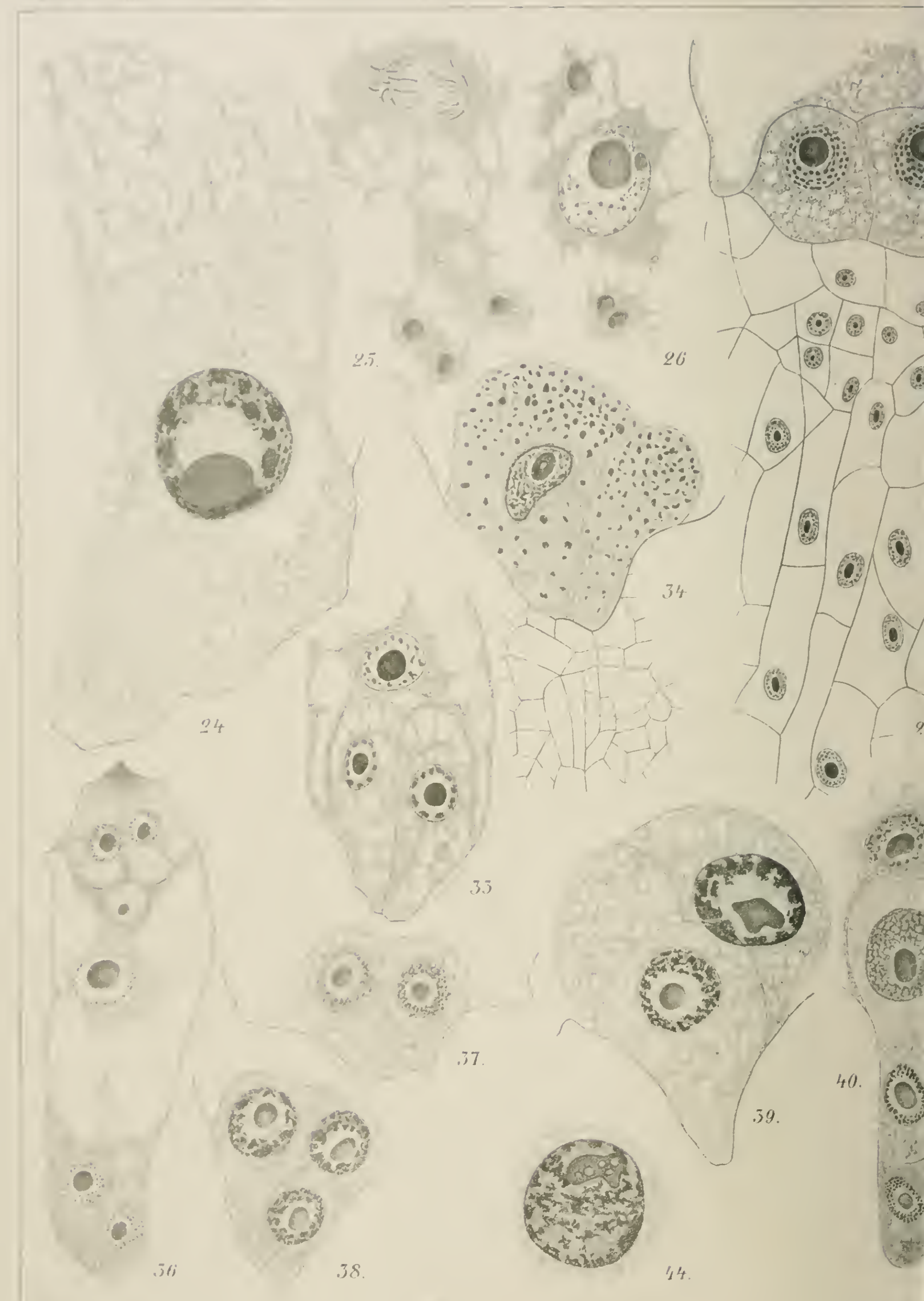


Harald Huss gez.

Verlag von [illegible]



rich in Dresden

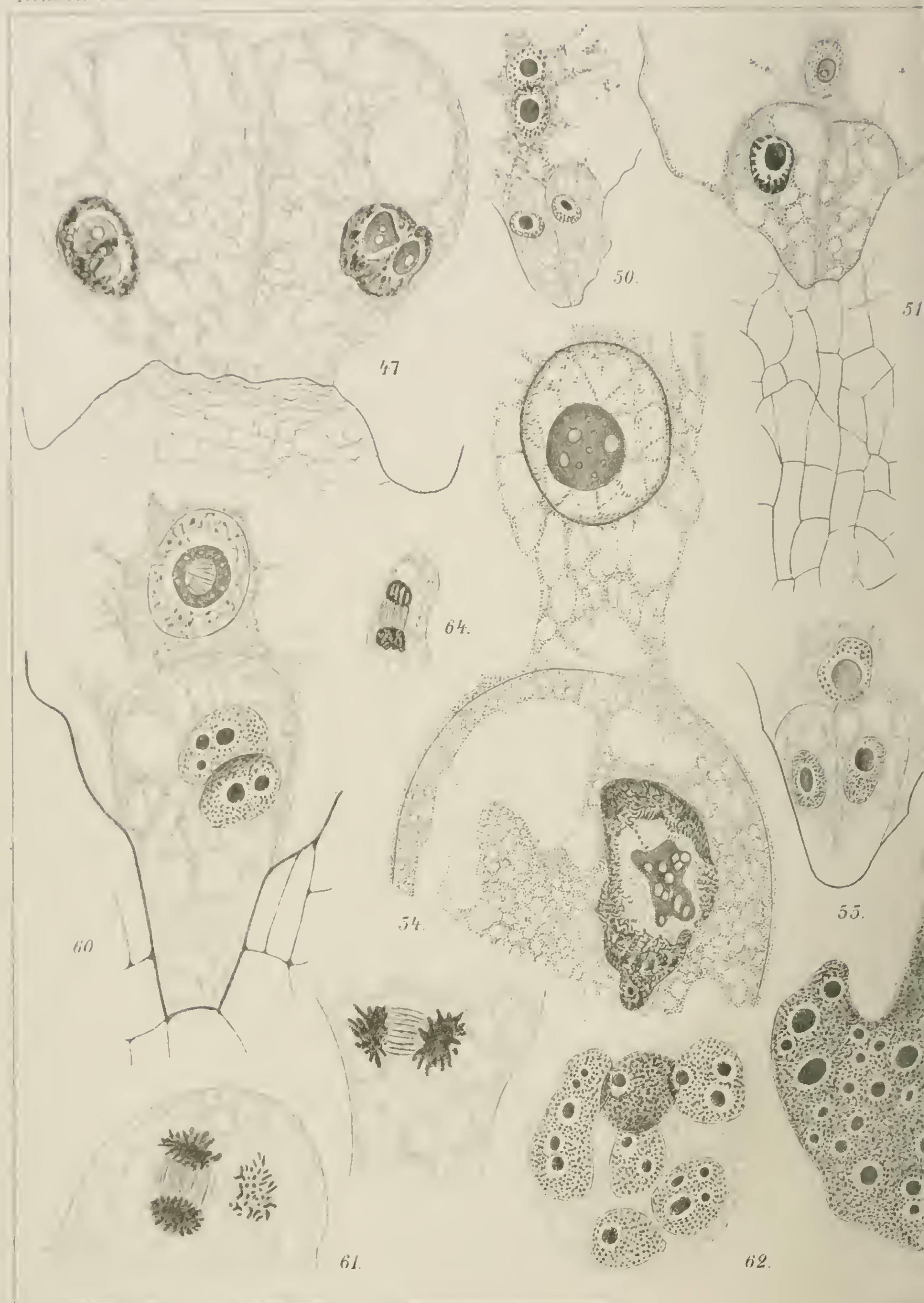


Harold h... [illegible]

Verlag von C

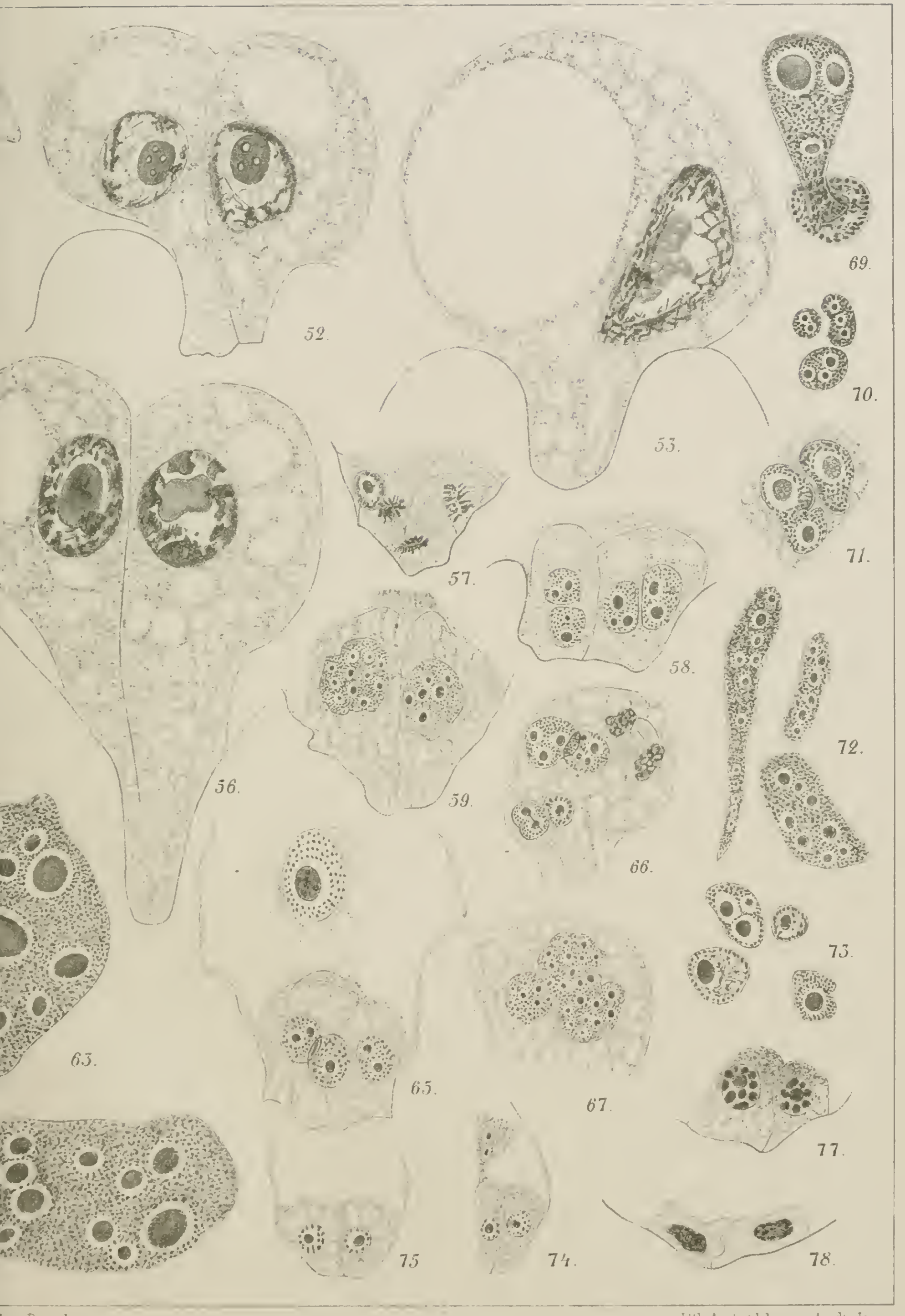


ch in Dresden.
Lith Anst v Johannes Arn[illegible] [illegible]na.



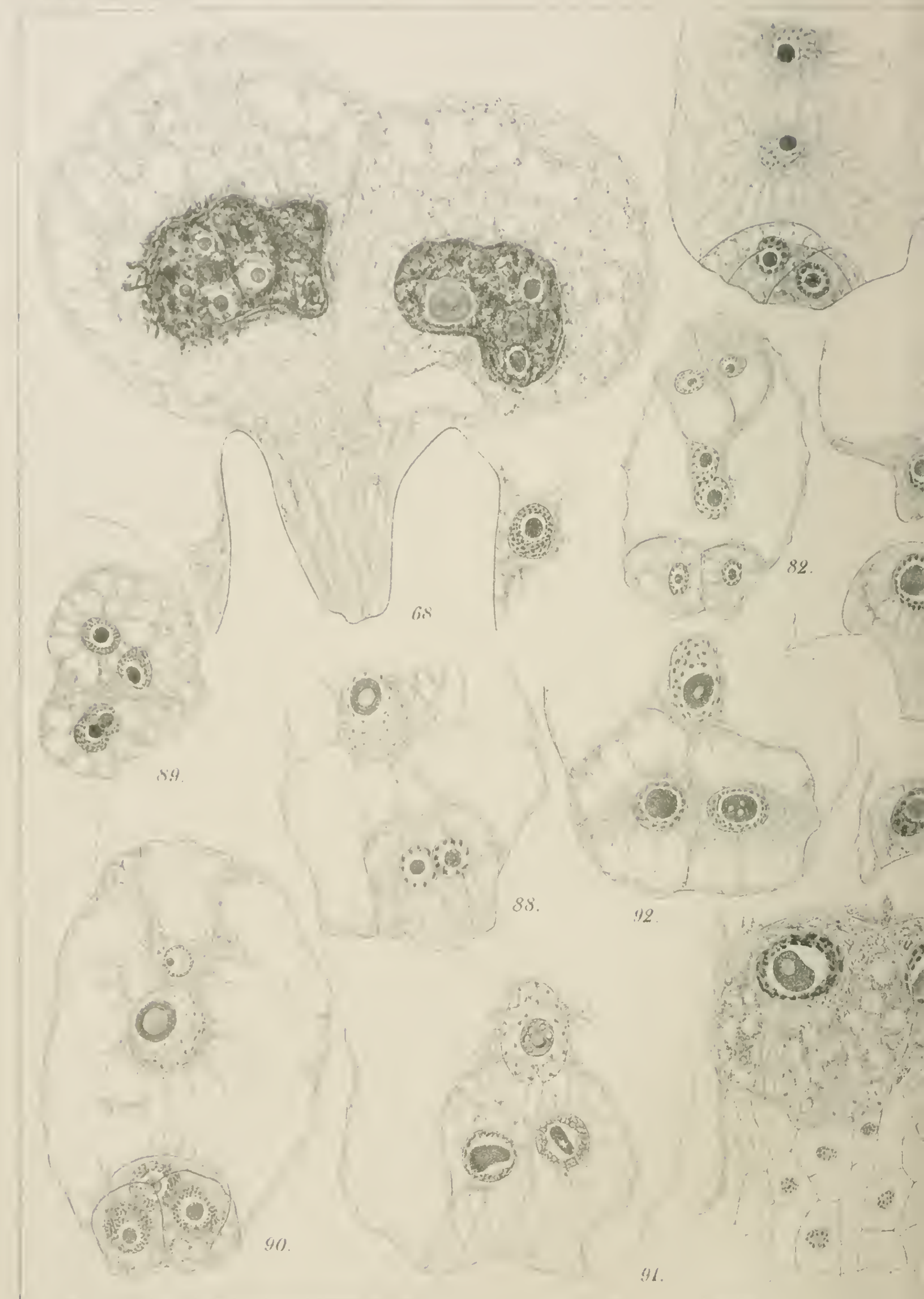
Harald Huss gez.

Verlag von C. H



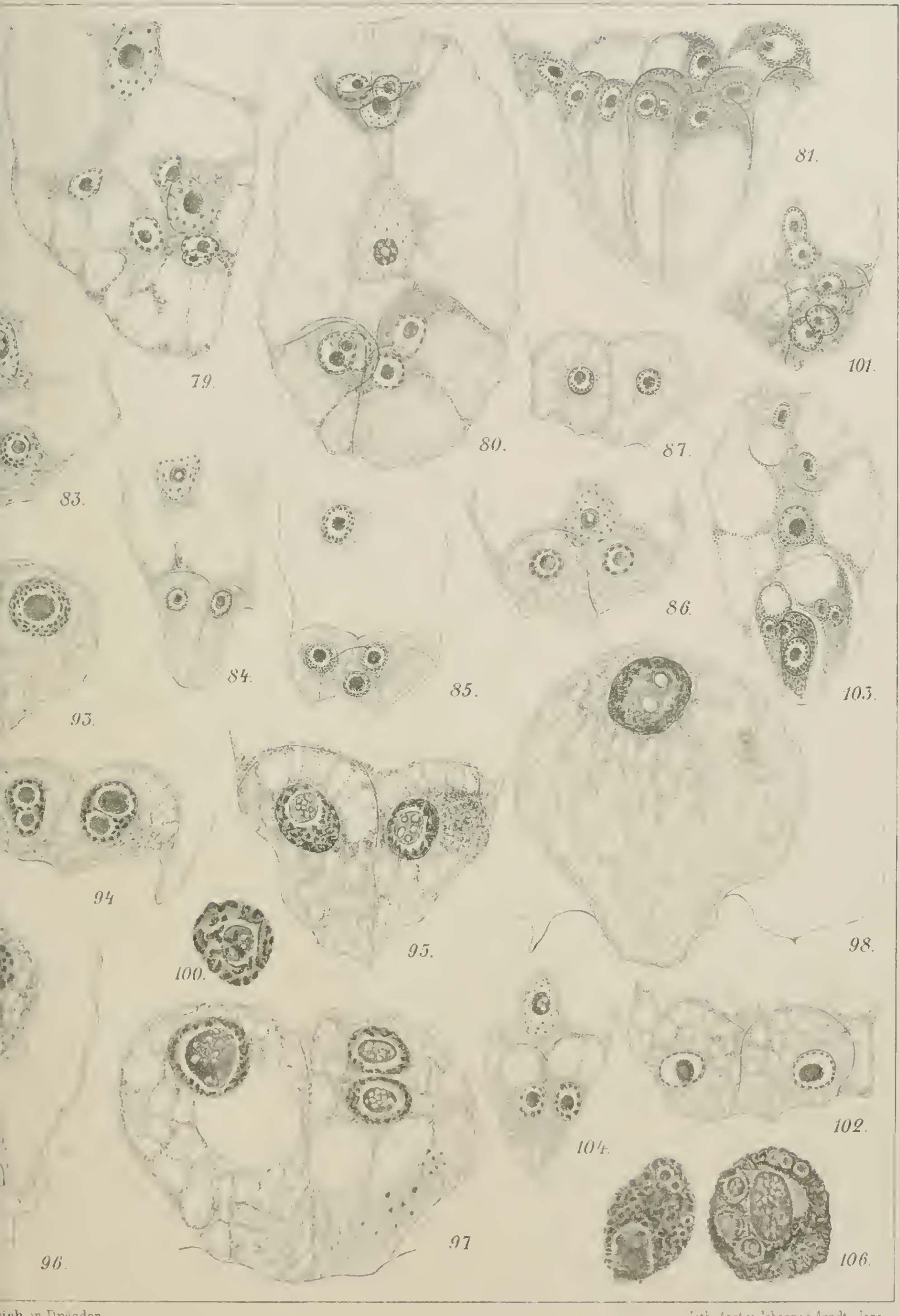
h in Dresden.

Lith. Anst. v Johannes Arndt, Jena.



Harald Huss gez.

Verlag von C.

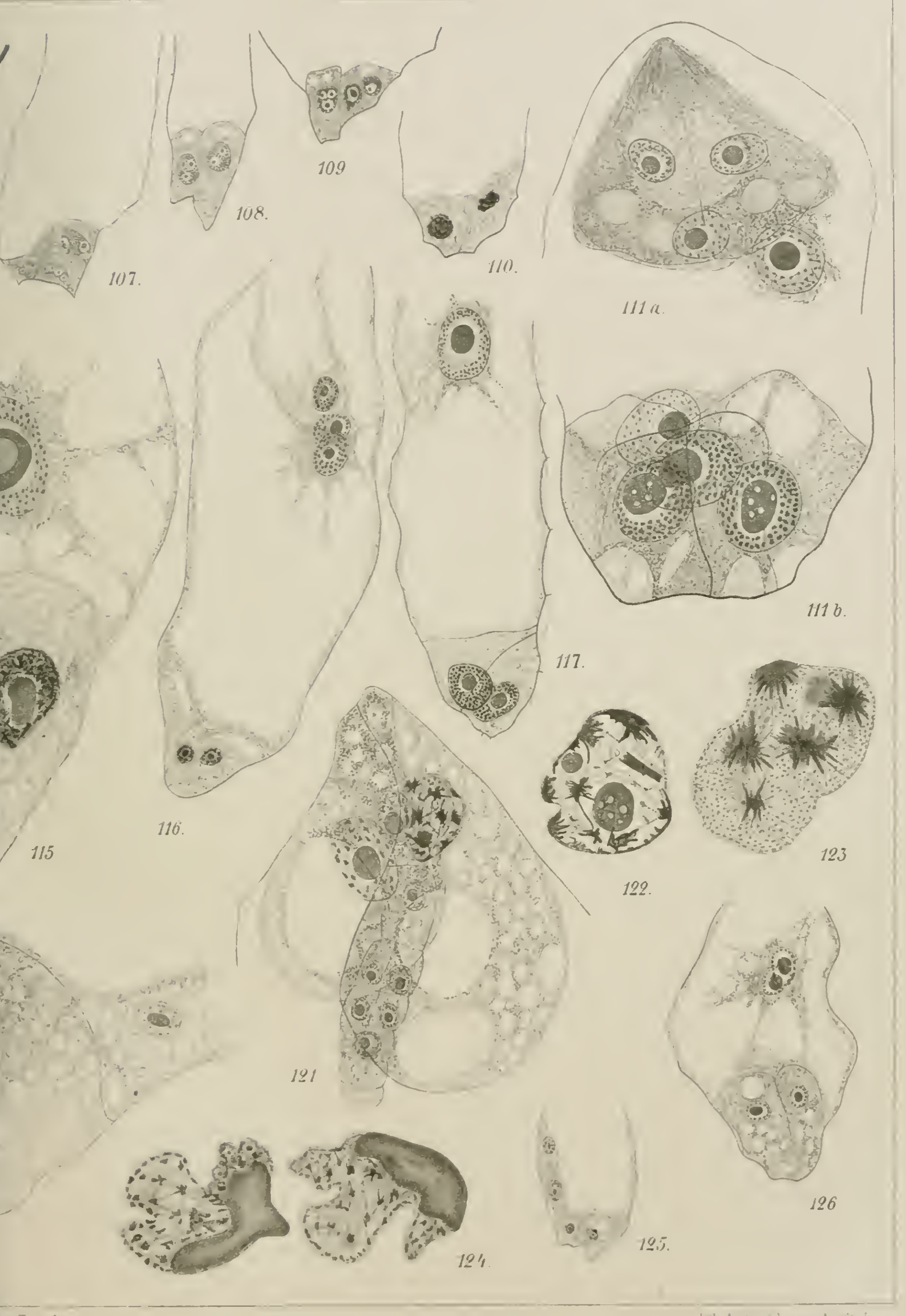


rich in Dresden.
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena



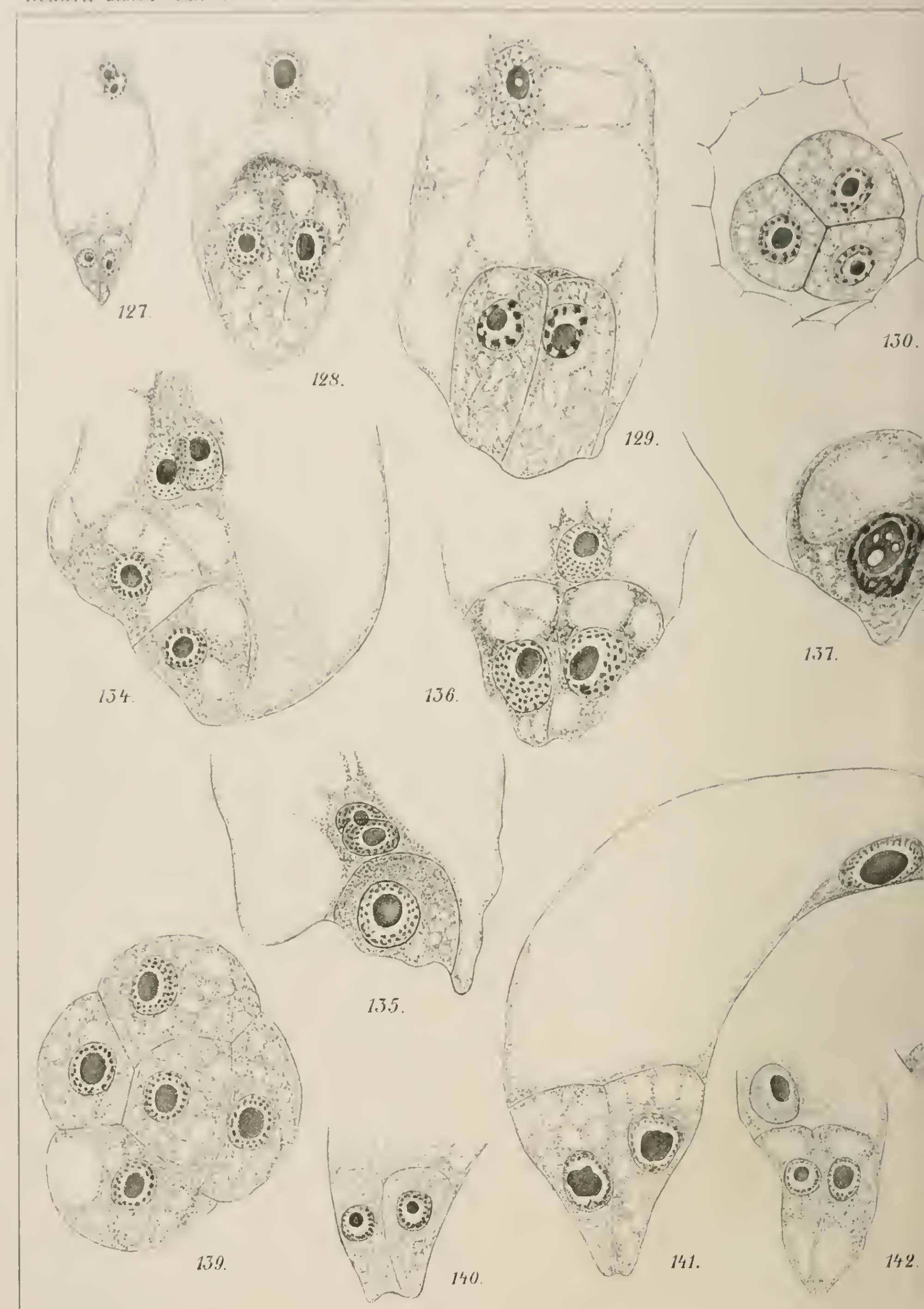
Harald Huss gez

Verlag von C. H



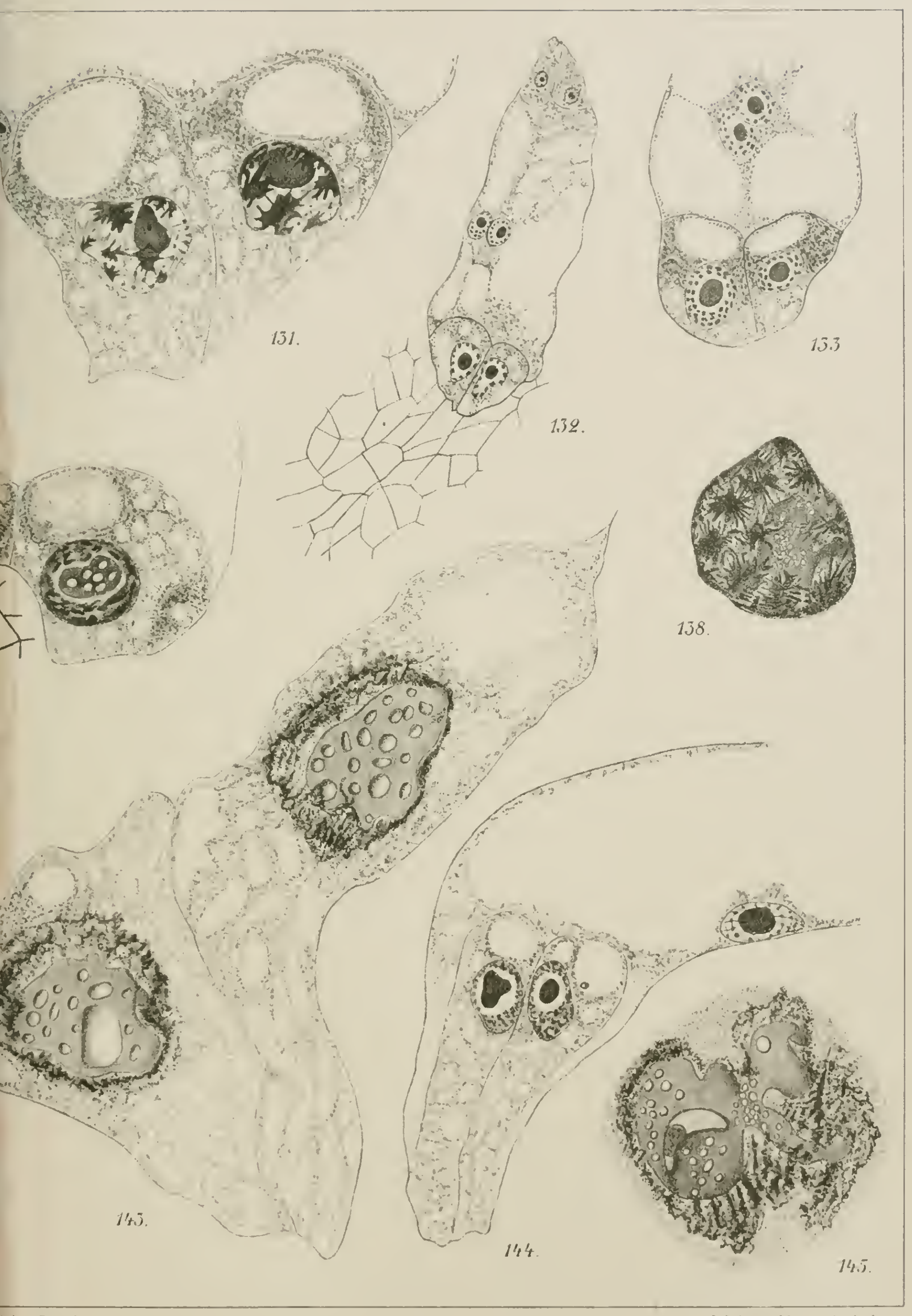
…n Dresden

Lith. Anst v. Johannes Arndt, Jena



Harald Huss gez.

Verlag von G



rich in Dresden.

Lith. Anst v Johannes Arndt, Jena.

Über abnormales sekundäres Wachstum von Laubblättern, insbesondere von Blattstecklingen dicotyler Pflanzen.

Von

Otto Mathuse

Berlin.

Mit Tafel X und 14 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Das Vermögen vom mütterlichen Stamm getrennter Laubblätter, sich unter günstigen äußeren Bedingungen zu bewurzeln und Sprosse zu treiben, ist zuerst für *Citrus aurantium* von Mandirola (1652) vor nunmehr zweiundeinhalb Jahrhunderten beschrieben und seitdem auch bei zahlreichen anderen Arten beobachtet worden; namentlich hat die gärtnerische Praxis schon längere Zeit von diesem Verhalten zwecks einer ausgiebigen Vermehrung der Kulturpflanzen Gebrauch gemacht und die Zahl der durch Blattstecklinge vermehrbaren Arten für ihre Zwecke immer mehr zu vergrößern gesucht.

Wenn auch die botanische Wissenschaft erst in den letzten Jahrzehnten in ein eingehenderes Studium der Blattstecklinge eingetreten ist, so hat sie diesen bis heute doch zahlreiche Untersuchungen gewidmet.

Die meisten Forscher zog das Regenerationsvermögen der Blätter besonders an, und so beschäftigen sich ihre Arbeiten größtenteils mit der Fähigkeit gesteckter Blätter, Sprosse zu bilden. Es ergab sich hierbei in Übereinstimmung mit den sonstigen Regenerationserscheinungen, daß Blätter, deren Zellen in den Dauerzustand übergegangen sind, erst zur Regeneration befähigt werden, nachdem ein Teil ihrer Elemente wieder in den embryonalen Zustand übergegangen ist, oder wie sich Goebel (1902) ausdrückt: »es reagiert also nur das „Kleinplasma", nur nicht direkt, sondern indirekt, weil es in dem Dauerzustand sozusagen in inkrustiertem Zustand vorhanden ist«.

Der größere Teil der Arbeiten, die sich mit dem Regenerationsvermögen der Blätter beschäftigen, faßt besonders den Ort, an dem

sich nach der Bewurzelung des Stecklings am Blatte die Knospen entwickeln, näher ins Auge und sucht die Faktoren zu ermitteln, die die Neubildungen bedingen. Diese Untersuchungen sind also morphologischer bezw. physiologischer Natur. Es kann hier, der Fragestellung in vorliegender Abhandlung entsprechend, natürlich nicht auf all' die Arbeiten von der genannten Natur Bezug genommen werden. Ich verweise hier nur auf die Untersuchungen und Angaben, auch über die weitere Literatur, von Regel (1876), Vöchting (1878), Sorauer (1886), de Vries (1891), Goebel (1898, 1902, 1903, 1904), Winkler (1903) und Kny (1904). Ein historischer Überblick über die Versuche, mit Hilfe von Blättern Pflanzen zu vermehren, findet sich bei Vöchting vor.

Was die Frage anbetrifft, an welchen Stellen des Blattes die Neubildung von Sprossen erfolgt, so möchte ich hierauf mit einigen Worten eingehen, um auch einige von mir gemachte, hierher gehörige Beobachtungen mitzuteilen.

Hinsichtlich des Ortes, an dem sich bei Blattstecklingen Sprosse entwickeln, kann man nach Winkler drei Typen unterscheiden.

Zu dem ersten Typus rechnet Winkler alle die Sprossungen, die an der Basis des Blattstiels oder an der Basis der infolge äußerer Eingriffe, z. B. nach Durchschneidung der Blattnerven geschaffenen Spreitenteile erfolgen. Vöchting ist in seinen Untersuchungen über Organbildung nur auf diesen einen Typus eingegangen. Hierzu gehören die meisten durch Blattstecklinge vermehrbaren Phanerogamen; ich meine nur, um schon hier einige der von mir kultivierten Pflanzen einzuführen, Peperomiaarten, wie *Peperomia marmorata*, nach Lindemuth (1903_2) die Amarantaceen *Achyranthes Verschaffelti* und *Iresine Lindeni*, die freilich bei mir trotz vieler Versuchspflanzen niemals Sprosse erzeugten, die Labiate *Coleus hybridus* und die fast durchgängig regenerierende Phytolaccacee *Ledenbergia rosea*. Auch die Farne, deren Wedel Knospen erzeugen können, sind hier zu nennen.

Blattstecklinge, an denen Sprosse nicht an der Basis, sondern an einem anderen Punkte des Stieles oder der Spreite entstehen, faßt Winkler zu Typus II gehörig zusammen. Er unterscheidet noch zwei Untertypen: bei Typus IIa gehen die Sprosse am „Stielpunkt" der Spreite, d. h. aus der *Lamina* an der Insertionsstelle des Blattstiels hervor. Hierzu rechnet nun Winkler die viel beschriebene *Begonia Rex*. Doch ging aus meinen Versuchen mit dieser Pflanze hervor, daß, namentlich dann, wenn am Stielpunkt Sprossung eingetreten ist, aber auch unter Umständen schon vorher, eine solche ebenfalls am Grunde des Blattstiels erfolgen kann. Wir sehen also an diesem Beispiel, daß eine Pflanze durchaus nicht immer nach einem der Winklerschen Typen regeneriert; übrigens hat dieser Autor bereits selbst ein derartiges Beispiel für *Lophospermum erubescens* angegeben, das, umgekehrt wie in dem eben genannten Falle, gelegentlich abweichend von Typus I nach Typus II regenerierte. Ein ganz eigenartiges Verhalten bei der Regeneration konnte ich ferner an einer Versuchspflanze von *Pogostemon Patchouli* beobachten: nachdem hier am Grunde des Blattstieles Sprossung

aufgetreten war, wie das bei dieser Pflanze in der Regel der Fall ist, zeigten sich noch auf der Spreite am Grunde der Hauptblattnerven einige Knospen. Häufiger als an Blattstecklingen findet sich am Stielpunkt der Spreite bereits unter normalen Verhältnissen an Blättern Sprossung vor, z. B. bei gewissen Begonienarten und bei der Saxifragacee *Tolmiea Menziesii*.

Zu Typus IIb würden die Blattstecklinge gehören, bei welchen Sprossung weder am Grunde des Blattstiels, noch am Stielpunkt der Spreite erfolgt. Es sind hier die mannigfachsten Übergänge zwischen normaler Regeneration und derjenigen Regeneration vorhanden, die erst nach der Abtrennung des Blattes von der Mutterpflanze stattfindet. Eine derartige Mittelstellung nehmen z. B. von der Gattung *Bryophyllum B. calycinum* und *B. crenatum* ein, bei denen unter günstigen Bedingungen an noch am Stamm sitzenden Blättern Sprossung eintreten kann. Zur zweiten der genannten Gruppen gehört nach Winkler *Torenia asiatica*, bei der aber Lindemuth (1903_1) eine Sprossung immer nur am Grunde des Blattstiels erzielte. Bei den zahlreichen, von mir kultivierten Blättern dieser Scrophulariacee (gegen zwanzig) trat eine Knospung nur einmal auf, und zwar wie bei Winkler nach Typus IIb. Auf dem Hauptblattnerven eines am 3. September 1904 gesteckten Blattes bildete sich am 20. Oktober 1904 ein Sproß, der eine Länge von mehreren Zentimetern erreichte, dann aber noch im Herbst mit dem Mutterblatte einging.

Zu Typus III würde schließlich der von Vöchting (1900, S. 124) beschriebene Fall bei der Cucurbitacee *Thladiantha dubia* gehören, bei der eine Sprossung nicht an dem Blatte selber, sondern aus der durch örtliche Verdickung der Wurzel des Stecklings gebildeten Knolle erfolgte.

Was die mehr physiologische Seite der Regenerationserscheinungen an Blattstecklingen sowie an Blättern überhaupt betrifft, so möchte ich hier besonders die Ergebnisse der Goebelschen Untersuchungen (1902, 1903) kurz erwähnen, da ich auf sie später zurückkommen werde.

Goebel beschäftigte sich in seiner Arbeit über Regeneration im Pflanzenreich (1902) hauptsächlich mit den Faktoren, welche die weitere Entwicklung der meristematischen Anlagen an Blättern von Bryophyllumarten bedingen. Goebel kam hierbei zu folgendem Ergebnis: »das Austreiben wird bedingt durch jede Unterbrechung oder größere Störung der Leitungsbahnen und zwar deshalb, weil dadurch (wenn ein Bild gestattet ist) der in diesen nach den normalen Vegetationspunkten (auch denen des Wurzelsystems) fließende Strom unterbrochen, resp. gehemmt wird, so daß jetzt die nur mit schwacher Anziehung begabten blattbürtigen Knospen ihn benützen können« (S. 420). Der von unserem Autor vertretenen Ansicht gemäß kann man eine Entwicklung der Sprosse aus den schlafenden Augen erzielen an normalen Pflanzen, wenn die Hauptnerven der Spreite quer durchschnitten, sämtliche Sproßvegetationspunkte entweder durch Eingipsen in ihrer weiteren Entwicklung gehemmt oder gänzlich beseitigt, die Versuchspflanzen in einem

sehr feuchten Raum kultiviert oder die Blätter in Wasser getaucht werden, ferner wenn die ganze Pflanze ätherisiert wird (1902, S. 420), an als Stammstecklingen kultivierten älteren, verholzten Zweigen, die sich nicht mehr bewurzeln (l. c., S. 417), und schließlich an als Stecklingen kultivierten Blättern.

Auch bei *Begonia Rex* konnte Goebel Sproßbildung am Insertionspunkt des Stiels sowie auf den Blattnerven beobachten, nachdem er sämtliche Sproßvegetationspunkte an seinen Versuchspflanzen beseitigt hatte. Auf Grund dieser Tatsache wendet Goebel den für das Austreiben der Knospen bei *Bryophyllum* gegebenen Erklärungsversuch auch auf die Begonien an, bei denen alte Blätter gelegentlich eine Knospung aufweisen, andererseits auch »für das Verhalten der Arten, welche die Sproßbildung auf den Blättern als „normale" Erscheinung zeigen«. In beiden Fällen ist nach ihm die Verbindung der Blätter mit den Sproßvegetationspunkten eine von der gewöhnlichen abweichende (1903, S. 137).

Den zahlreichen morphologischen und physiologischen Arbeiten über die Entwicklung der Sprosse und Wurzeln bei Blattstecklingen stehen wenig anatomische Untersuchungen gegenüber; es sind das Angaben von H. Berge über *Bryophyllum calycinum* (1877), von Regel über das Verhalten von *Begonia Rex* (l. c.), von Beinling (1883) über *Peperomia*, von A. Hansen (1881) über Adventivbildungen an Stecklingen, in neuester Zeit endlich eine kurze Notiz in der Winklerschen Arbeit über *Torenia asiatica*. Wegen der allgemeineren Fragestellung und der an den früheren Arbeiten geübten Kritik möchte ich hier kurz die Ergebnisse von Hansens Untersuchungen wiedergeben.

Für die dem wuchernden Callus aufsitzenden Sprosse und Wurzeln ergab sich bei *Begonia*, *Peperomia magnoliaefolia* und *Achimenes grandis*, daß Sprosse und Wurzeln aus dem Callus selbst hervorgehen; die unrichtige Angabe Beinlings, daß *Peperomia* keinen Callus, sondern nur Wundkork an der Schnittfläche des Blattstiels bildet, erklärt sich nach Hansen daraus, daß der genannte Autor die Callushügel, die unter Durchbrechung der die Schnittfläche abgrenzenden Kork- bezw. Borkenschicht aus dieser hervorquellen, für Sproßmeristeme hielt, die sich zum Teil zu Sprossen entwickeln.

Die Sprosse entstehen stets exogen, d. h. infolge von Umwandlung peripherisch gelegener Zellen des Callus in ein Folgemeristem. Bei *Begonia Rex* wie *Torenia asiatica* können die Knospen aber auch aus dem Gewebe des Blattes direkt hervorgehen ohne Vermittlung des Callus. Hansen konnte bei der genannten Begonie die Entstehung der Adventivknospen ausschließlich aus der Epidermis beobachten, in Übereinstimmung mit den Angaben Regels. Hansen verfolgte aber die ersten Stadien der Meristembildung noch genauer und fand, daß eine oder manchmal zwei Epidermiszellen sich zuerst durch eine meist der Außenwand parallel verlaufende Wand teilten. An *Torenia asiatica* konnte Winkler bei den Anfangsstadien der Sproßbildung, die hier in der Epidermis der Blattnerven erster und

zweiter Ordnung und über dem Hauptbündel des Blattstiels auftreten. anfangs nur senkrecht zum Verlauf der Leitstränge orientierte Teilungswände beobachten. Indem nun nach der ersten Teilung später auch noch zahlreiche weitere Wände in der Epidermis und schließlich auch noch in den darunter liegenden Zellen gebildet werden, kommt durchaus dieselbe Art von Vegetationspunkt zustande, wie wir sie sonst an den Phanerogamenscheiteln im allgemeinen beobachten.

Die Anlage der Wurzeln geht an Blattstecklingen, wie das auch sonst der Fall ist, endogen vor sich, d. h. die Wurzelvegetationspunkte entstehen im Innern des Callus, bei *Begonia Rex* seitlich an einem peripherischen Gefäßbündel, um dann bei weiterer Entwicklung die darüber bezw. darunter liegenden Rindenschichten und die Oberhaut zu durchbrechen und nach Berührung mit dem Substrat in Funktion zu treten.

Wir sehen also, um Hansens Worte zu gebrauchen, daß »Sprosse und Wurzeln durch besondere Bedingungen an ungewöhnlichen Orten hervorgerufen werden können, daß aber der Ort ihrer Entstehung keine abweichende Art der Gestaltung bedingt. Beide genannten Glieder sind im fertigen Zustand morphologisch und anatomisch normale und zeigen auch physiologisch kein abnormes Verhalten«.

Die bisher genannten Angaben beziehen sich auf das Regenerationsvermögen des Blattes. Die Forscher, deren Untersuchungen ich bereits angeführt habe, beschäftigte nur das Blatt. sofern ihm die Eigenschaft zukommt, neue Sprosse zu bilden und so zur Verbreitung der Art beizutragen. Das ist aber nur eine Gruppe von Fragen. die sich der Wissenschaft zur Lösung aufdrängen; sie betreffen alle nur eine Seite der Wachstumsvorgänge, die wir an Blattstecklingen beobachten. Die Forschung kann andererseits auch ihr Hauptaugenmerk auf das Blatt selbst mit seinem Stiel und seiner Spreite richten und sich die Frage vorlegen, welche Veränderungen ganz allgemein in gesteckten Blättern nach ihrer Bewurzelung auftreten im Gegensatz zu den normalen, abgesehen von der Sprossung, die ja bei manchen Pflanzen überhaupt noch nicht beobachtet worden ist und bei vielen durch Blattstecklinge vermehrbaren Arten nur in wenigen Fällen erfolgt.

Von den zahlreichen Fragen, die von diesem Gesichtspunkt aus zu einem eingehenderen Studium einladen,[1]) nenne ich hier nur die Frage nach der Lebensdauer des Blattes überhaupt. Ist es möglich, die normale Lebensdauer des Laubblattes zu verlängern, wenn man es in andere als die normalen Bedingungen versetzt? Man könnte eine Antwort auf diese Frage von einem näheren Studium der Blattstecklinge erwarten. Von diesem Standpunkt aus hat bereits de Vries 1891 in der schon oben genannten Schrift

---

[1]) In neuester Zeit hat E. Riehm physiologische Versuche über das Wachstum isolierter Blätter angestellt:

Beobachtungen an isolierten Blättern. Zeitschr. für Naturwissensch. Bd. 77, S. 281—314. 1905.

(in dem Abschnitt über langlebige Blattstiele) die Blattstecklinge behandelt. De Vries kam auf Grund der damals feststehenden Tatsachen zu dem Ergebnis, daß »in gesteckten und bewurzelten Blättern, sowohl wenn sie Knospen bilden, als wenn ihnen solches nicht gelingt, das Leben sich nicht über die normale Dauer ausdehnt«. Im Zusammenhang mit der genannten Frage beschäftigte de Vries auch das Problem, ob mit verlängerter Lebensdauer auch die Entstehung sekundärer Gewebe in den Blattstielen verbunden sei; einen derartigen Fall hatte unter anderen Forschern de Vries für einen Blütenstiel von *Pelargonium zonale*, der in seiner Inflorescenz eine Knospe getrieben und bei weiterer Entwicklung derselben eine abnorm lange Lebensdauer erreicht hatte, in der Tat beobachtet. Der Autor gelangte hinsichtlich dieser Frage für den Blattstiel zu dem Ergebnis, daß in Blattstecklingen »auch keine sekundären Gewebe auftreten, welche wesentlich anders sind als im normalen Leben des Blattes an der Pflanze«. Wir werden später sehen, daß diese Angaben in der allgemeinen Fassung jedenfalls nicht ganz zutreffend sind.

Nach de Vries nahm erst Kny in der ebenfalls bereits zitierten Abhandlung die von dem holländischen Forscher aufgeworfene Frage wieder auf, und zwar für *Begonia Rex*. Indem an den Knyschen Versuchspflanzen die Sprosse, welche sich an der Insertionsstelle des Blattstiels entwickelten, kräftig weiter gediehen, war es gelungen, den Stiel in das Verzweigungssystem der Pflanze einzuschalten. Auch hier ergab sich die Frage, ob in dem Blattstiel abnormale sekundäre Gewebe gebildet worden waren. Kny beschränkte sich aber damals nur auf eine ganz kurze Notiz.

Eine ebenfalls hierher gehörige Erscheinung hat sodann im vergangenen Jahre Lindemuth (1904) beschrieben: der Autor konnte an ausgewachsenen, gesteckten Blättern mancher Arten nach ihrer Bewurzelung ein von neuem erfolgendes Wachstum beobachten, das an den normalen Blättern unterbleibt.

Neben den zitierten Arbeiten finden sich sonst in der Literatur nur ganz vereinzelte Mitteilungen über die genannte, die Anatomie der Blattstecklinge betreffende Frage vor. Die folgende Untersuchung soll vor allem ein weiterer Beitrag zu der Lösung des Problems sein, ob in Laubblättern abnormale sekundäre Gewebe gebildet werden können, wenn man sie unter anderen Bedingungen kultiviert, namentlich unter solchen, wie sie sich an Blattstecklingen vorfinden.

Was die Behandlungsweise meiner Versuchspflanzen anbetrifft, so wurden die Stecklinge, bei denen eine Regeneration nicht auf der Spreite erfolgte, sondern am unteren Teile des Blattstiels, der jungen Sprosse und der bald danach wieder zum Vorschein kommenden neuen Adventivsprosse jedesmal beraubt (*Ledenbergia rosea*, *Peperomia marmorata*, Begoniaarten). Bei den meisten Pflanzen war dieser Eingriff nicht erforderlich, da entweder von den zahlreich kultivierten Blättern der betreffenden Art überhaupt keines oder nur ganz wenige (*Pogostemon Patchouli*) Sprosse entwickelten.

Wenn auch gesteckte Blätter nach der am Grunde des Blattstiels erfolgenden Regeneration sich in den meisten Fällen noch ziemlich lange frisch und lebendig erhalten, so gehen sie doch allmählich zu Grunde (vgl. Kerner, 1898, S. 38). In der eben dargestellten Behandlungsweise meiner Blätter konnte man dagegen vielleicht ein Mittel besitzen, sie länger am Leben zu erhalten und im Zusammenhang damit die Entstehung abnormaler sekundärer Gewebe im Steckling zu erzielen.

Meine Beobachtungen beziehen sich auf folgende Familien und Arten:

Amarantaceae:	*Achyranthes Verschaffelti, Amarantus cruentus, Iresine Lindeni.*
Araliaceae:	*Hedera helix.*
Asclepiadaceae:	*Hoya carnosa.*
Begoniaceae:	*Begonia Credneri, manicata, metallica, Rex.*
Celastraceae:	*Evonymus japonica.*
Cornaceae:	*Aucuba japonica.*
Crassulaceae:	*Bryophyllum calycinum, Sedum spectabile.*
Gesneriaceae:	*Episcia cupreata.*
Labiatae:	*Coleus hybridus, Plectranthus fruticosus, Pogostemon Patchouli.*
Oenotheraceae:	*Fuchsia hybrida.*
Phytolaccaceae:	*Ledenbergia rosea.*
Piperaceae:	*Peperomia marmorata.*
Saxifragaceae:	*Hydrangea Hortensia.*
Solanaceae:	*Cestrum spec.*
Vitaceae:	*Cissus discolor, Parthenocissus quinquefolia, Vitis vinifera.*

Spezieller Teil.

Wir können an gesteckten Blättern im Vergleich zu normalen sowohl den Blattstiel allein, als außerdem auch die Spreite sich verändern sehen. Es können manche Veränderungen in der Struktur des Blattstiels auf ein abnormales Wachstum der Spreite zurückgeführt werden, und umgekehrt ist dieses Wachstum nur möglich infolge einer inneren Gestaltung des Stiels, wie sie sonst an normalen Blättern nicht beobachtet werden kann. Es soll zunächst auf die Spreite näher eingegangen werden.

I. Die Spreite.

Ein noch am Stamm befindliches junges Laubblatt wächst, nachdem es am Vegetationsscheitel, wie jedes andere jugendliche Organ, angelegt worden ist, eine gewisse Zeit, um dann aber schließlich eine bestimmte Größe anzunehmen. Wir sprechen diese als normal an, da wir sie fast ausnahmslos an unter den gewöhnlichen Wachstumsbedingungen vegetierenden Laubblättern beobachten. Bekanntlich wird die normale Größe durch keine für alle Laubblätter der betreffenden Pflanze gültigen, festen Zahlenwerte dargestellt. Infolge der Wirkung innerer und äußerer, die Blattdimensionen bestimmender Faktoren erreichen manche Blätter nur eine kleinere Größe als andere, so daß wir für eine Pflanze, die an einem bestimmten Ort unter günstigen Verhältnissen gedeiht, von einer maximalen Größe sprechen dürfen; freilich bleibt nicht ausgeschlossen, daß wir an anderen Orten noch größere Blattdimensionen antreffen.

Werden Laubblätter gesteckt, so können nach ihrer Bewurzelung sich mannigfache Veränderungen an ihnen im Vergleich zu normalen Blättern vollziehen.

Bei verschiedenen von mir als Blattstecklingen kultivierten Arten trat nach der Bewurzelung eine recht bemerkenswerte Veränderung ein. Daß noch in jungem Zustand gesteckte Blätter weiterwuchsen und größere Dimensionen annahmen, war weiter nicht sehr verwunderlich; sie hätten ja, falls sie am Stamm belassen worden wären, dies auch getan. Dagegen war sehr beachtenswert, daß alte Blätter, von denen am Stamm kein erhebliches Wachstum mehr zu erwarten gewesen wäre, dieses nach dem Stecken wieder aufnahmen und abnorm große Dimensionen annahmen. Die im jugendlichen

Alter gesteckten Blätter setzten in Übereinstimmung hiermit ihr Wachstum über die normale Grenze hinaus fort und brachten es auch zu abnorm großen Spreiten.

Auf diese Tatsache hat Lindemuth (1903_2, S. A., S. 6 und 1904), wie in der Einleitung kurz erwähnt, bereits hingewiesen. Lindemuth konnte an einem gesteckten Blatt von *Begonia Rex* die außergewöhnliche Breite von 32 cm beobachten: ein von ihm am 14. September 1903 gestecktes *Iresine*-Blatt hatte am 9. Februar 1904 eine Breite von 12 ½ cm und eine Länge von 15 cm erreicht, wogegen ausgewachsene normale Blätter an den Iresinen des Universitätsgartens zu Berlin nur eine Breite und Länge von 6 bezw. 9 cm aufwiesen. Das gleiche Verhalten konstatierte der Autor an *Althaea rosea* und *Pogostemon Patchouli* — die Blätter der zuletzt genannten Pflanze erreichten bei meinen Versuchen dagegen keine abnorme Größe. Ein starkes, nach dem Stecken eintretendes Wachstum beobachtete auch Klebs an Blättern von *Cardamine pratensis*, die bei ihm über die vierfache Länge gegenüber der normalen erreicht hatten (1903, S. 120). Einen ähnlichen, hierher gehörigen Fall hat auch Vöchting (1878, S. 101) für *Heterocentron diversifolium* im Auge, wenn er in Bezug auf die reichlich mit Wurzeln versehenen Blätter sagt: »es schien außerdem, als ob die Blätter auch an Größe zugenommen hatten; doch kann ich, da weder Messungen, noch Gewichtsbestimmungen angestellt wurden, keine sicheren Angaben darüber machen«.

Außer an der oben erwähnten *Iresine* konnte ich ein abnormes Flächenwachstum der Spreite bei Stecklingen von *Achyranthes Verschaffelti* und der Labiaten *Coleus hybridus* und *Plectranthus fruticosus* feststellen. Alle genannten vier Arten stellen krautartige Pflanzen mit weichen Blättern dar.

1. Iresine Lindeni.

Ein *Iresine*-Blatt, das, wie das oben erwähnte, am 14. September 1903 von Lindemuth gesteckt worden war, hatte bis Anfang Juni 1904, also nach etwa dreivierteljähriger Kultur, im Vergleich zu normalen Blättern fast die doppelten Dimensionen angenommen. Eine genaue Messung der Stecklingsspreite habe ich leider nicht vorgenommen. Außer dem ausgiebigen Flächenwachstum wies das gesteckte Blatt eine bedeutendere Dicke als gewöhnliche Spreiten auf; es erschien infolge der eigenartigen Kultur dick und fleischig, hatte also geradezu den Charakter sukkulenter Blätter angenommen. An ausgewachsenen normalen Blättern konnte ich einen zur Blattfläche senkrechten Durchmesser von 300 μ, an dem Steckling dagegen einen von 570 μ beobachten; das Verhältnis zwischen normaler Blattdicke und der des Stecklings war also nahezu 1 : 2. Eine recht bemerkenswerte Erscheinung bot die Spreite unseres Blattes auch insofern dar, als der obere Teil des Blattstiels sowie der Hauptblattnerv verschiedene bis erbsengroße knollige Gebilde trug, die sich an normalen Blättern niemals vorfinden. Ferner erschien

mir die Stecklingsspreite an Lindemuths und auch an älteren, von mir kultivierten Blättern häufig dunkelfarbiger als die normalen.

Für die Anatomie erhebt sich nun die Frage, wie die Vergrößerung und Verdickung der Spreite an unseren Blättern zustande kam. Die nähere, mikroskopische Untersuchung lehrte in Übereinstimmung mit den von Baur gefundenen, in Lindemuths Darstellung (1904) genannten Tatsachen, daß das abnormale sekundäre Wachstum der Spreite einem nachträglichen Wachstum ihrer sämtlichen Elemente, auch der Epidermis zuzuschreiben ist. Teilungen waren nur vereinzelt in der Palisadenschicht an den Stellen zu beobachten, die sich schon äußerlich durch ihre Bräunung von den übrigen Partien abhoben. Es hatten annähernd alle Zellformen der Spreite, also Epidermis, die Palisadenreihe und das Schwammparenchym in gleicher Weise ihr Lumen vergrößert. Eine nachträgliche Streckung der Spaltöffnungen konnte ich, wie das auch Baur angiebt, nicht bemerken.

Eine andere Frage erwächst aus der Tatsache, daß der Hauptblattnerv normaler Blätter selbst an der Spitze unter anderem auch netzförmig verdickte Tracheiden, also Elemente besitzt, die kein nachträgliches Wachstum mehr erfahren können. In gesteckten, ausgewachsenen Blättern würden die Tracheiden demnach ein ferneres Wachstum der Spreite unmöglich machen, wenn nicht die das Wachstum bedingende Kraft den Widerstand der wasserleitenden Elemente überwände und sie zerrisse. In der Tat konnte ich auch zerrissene Tracheiden in der Mitte des Hauptblattnerven nachweisen.

2. Achyranthes Verschaffelti.

Während normale Blätter dieser Amarantacee im ausgewachsenen Zustand eine Länge und Breite von etwa 6 cm (im Universitätsgarten zu Berlin) erreichen, wies die Spreite eines am 18. Mai 1904 gesteckten Blattes am 27. Juli 1904, also nach ca. zweimonatlicher Kultur, bereits folgende Dimensionen auf: eine Länge von 8.7 und eine Breite von 6,5 cm. An manchen Stecklingen rollte sich die Spreite mit den Rändern über dem Hauptnerven zusammen, so daß das ganze Blatt ein tütenförmiges Aussehen bekam. Zu gleicher Zeit zeigte sich — allerdings am Grunde des Blattstiels auf dessen Oberseite — wie bei *Iresine* eine knollenförmige Wucherung, die beständig an Umfang zunahm und Anfang November bereits die Größe einer Erbse erreicht hatte. Die Spreite hatte sich etwa um die Hälfte der normalen zur Blattfläche senkrechten Dimension vergrößert. Das abnorme sekundäre Wachstum der Lamina ließ sich wie bei *Iresine* auf eine Vergrößerung der vorhandenen Elemente, in diesem Falle auch auf die der Schließzellen zurückführen.

Auf dünnen Schnitten längs der Spreitenunterseite konnte man deutlich das nachträgliche Flächenwachstum der Epidermis- und der Schließzellen beobachten, wie das in Figur 1 dargestellt ist. Die Länge der Schließzellen des Stecklings verhielt sich zu der normalen etwa wie 2 : 3. Auch an Breite hatten sie etwas zu-

genommen. Die Zellen der Spreite waren in allen drei Dimensionen ungefähr um den gleichen Betrag gewachsen; das Palisadengewebe, das auch hier von einer einzigen Zelllage gebildet wird, wies im Steckling im Vergleich zu normalen Blättern keine relativ größere Mächtigkeit auf. Vielleicht wäre ein derartiges, stärkeres Wachstum des eigentlichen Assimilationssystems bei noch längerer Kultur unseres Blattes erfolgt. Daß in Wirklichkeit die Palisadenschicht sich so verhalten kann, zeigte mir der Querschnitt durch die Blattspreite einer Pflanze, die auf folgende Art von Lindemuth behandelt worden war: von einer *Achyranthes*-Pflanze wurde der obere, noch jugendliche Teil der Achse sowie die seitlichen Sprosse und die Achsillarknospen entfernt, die ganze Pflanze also entsproßt; ebenso wurden auch die Adventivknospen, sobald sie sich in den Achseln der Blätter gebildet hatten, beseitigt. Unter anderen nun erfolgenden abnormen sekundären Wachstumserscheinungen erreichte auch die Spreite eine Dicke und Größe, wie sie an gewöhnlichen Blättern nicht zu beobachten ist. An vielen Stellen wurden auf der Spreite kleine, wenig ausgedehnte Peridermpartien gebildet; ferner traten am Hauptblattnerven knollige Wucherungen hervor, alles Erscheinungen, die auch am Blattsteckling zu beobachten waren.

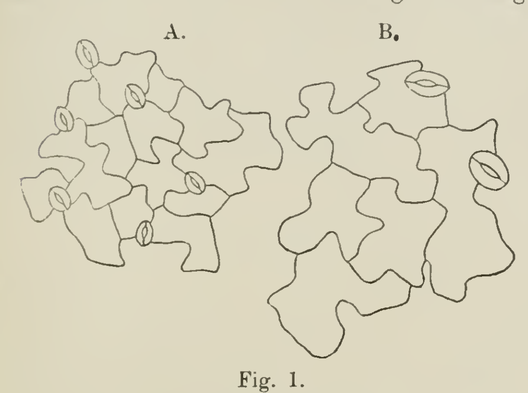
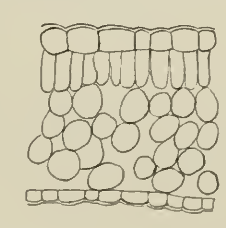


Fig. 1.

Achyranthes Verschaffelti.

Oberflächenansicht der Spreitenunterseite
A. eines normalen Blattes, B. eines Stecklings.

In der Spreite der genannten Pflanze hatte sich, wie erwähnt, das Palisadenparenchym nach allen Seiten kräftig entwickelt, manche seiner Elemente hatten in der zur Blattfläche senkrechten Richtung sogar Dimensionen erreicht, wie sie sonst nur das ganze normale Blatt besitzt (vgl. Figur 2). Auch die Epidermis und das Schwammparenchym



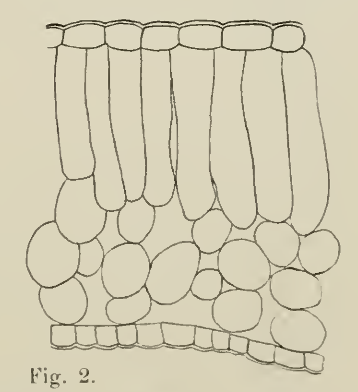


Fig. 2.

Achyranthes Verschaffelti.

Querschnitt durch die Spreite, links eines normalen Blattes, rechts eines Blattes von einer entgipfelten Pflanze.

hatten ihre Zellen vergrößert, das letztere Gewebe aber durchaus nicht in demselben Maße wie die Palisadenschicht. So kam es, daß diese in unserem Blatte den größeren Teil des Spreitenquerschnitts einnahm, während im normalen Blatte gerade das Schwammparenchym überwiegt. In den mit Periderm bedeckten Partien der Ober- und Unterseite der Spreite waren in der Epidermis Teilungen aufgetreten, stellenweise war sie zerrissen worden; hier vor allem fanden sich auch in der Palisadenschicht und den über der Epidermis der Blattunterseite gelegenen Schwammparenchymzellen reichlich transversale Teilungen vor.

3. Coleus hybridus.

Diese Labiate zeigte im Gegensatz zu den beiden vorher genannten Amarantaceenspecies ein viel schneller erfolgendes sekundäres Wachstum. So hatte ein am 30. April 1904 gestecktes Blatt, das an diesem Tage eine Länge und Breite von 16,2 bezw. 9,7 cm besaß, am 1. August bereits die entsprechenden Größen von 21 bezw. 13,6 cm erlangt. Die Blattspreite bot auch sonst ein eigenartiges Aussehen dar: sie hatte sich am Rande in seltsame Falten gelegt, vermutlich weil das Weiterwachsen der Lamina in der ursprünglichen, ebenen Fläche durch die Festigkeit der Blattnerven erschwert wurde. Stellenweise war aber dieser Widerstand überwunden worden; es fanden sich hier Risse quer zu den Blattnerven vor. Ferner wies die Breite des Stecklings eine viel beträchtlichere Dicke auf als das normale Blatt, eine Veränderung, die sich schon beim Befühlen der betreffenden Spreiten deutlich offenbarte. Noch kräftigeres sekundäres Wachstum der Blätter ließ sich an entsproßten Pflanzen erzielen. Lindemuth hatte so Spreiten bis zu einer Länge von 26 und einer Breite von 18 cm gewonnen, von einer Größe also, wie ich sie im Universitätsgarten zu Berlin normal nie beobachten konnte. Die derartig gewachsenen Blätter boten aber, äußerlich betrachtet, schon ein durchaus krankhaftes Aussehen dar. Außer dem Flächenwachstum war an dem von Lindemuth kultivierten Blatte wiederum ein erhebliches Dickenwachstum eingetreten: zeigten ausgewachsene Blätter im Universitätsgarten unter normalen Verhältnissen eine Spreitendicke von 240 μ, so war die entsprechende Größe für das genannte Blatt 390 μ.

Das Wachstum der Spreite beruhte im allgemeinen auf einer für alle Zellen gleichmäßigen Vergrößerung derselben, abgesehen von den Schließzellen. Stellenweise fanden sich in der Palisadenzellreihe auch verschiedene aufeinanderfolgende, tangentiale Teilungen vor.

Das starke abnorme Flächenwachstum konnte auch hier — für *Achyranthes Verschaffelti* gilt übrigens das gleiche — nur infolge Zerreißen der in dem Hauptblattnerven schon normal vorhandenens Netzgefäße [1]) erfolgen.

---

[1]) Wo nicht ausdrücklich von Tracheiden gesprochen wird, verstehe ich in dieser Arbeit unter Gefäßen ganz allgemein die wasserleitenden Elemente; es können also auch Tracheiden damit gemeint sein.

4. Plectranthus fruticosus.

Die Spreite von *Plectranthus fruticosus* zeigte nach dem Stecken und erfolgter Bewurzelung das gleiche Verhalten wie die früheren Pflanzen: auch hier abnormes Flächen- und Dickenwachstum. Ausgewachsene normale Blätter besaßen im Maximum eine Länge und Breite von 12 cm, ein am 11. Juni 1904 gestecktes Blatt hatte dagegen am 20. September 1904 bereits eine Länge von 18,5 cm und eine Breite von 13 cm erreicht; das entsprechende Dickenverhältnis war 13 : 20.

Der anatomische Befund war derselbe wie bei *Iresine* und *Coleus.* Das abnorme Wachstum der Spreite kam infolge der Vergrößerung von Epidermis- und Mesophyllelementen zustande; auch hier waren die Pneumathoden nicht gewachsen.

Im Gegensatz zu den bisher besprochenen Fällen weist die Mehrzahl der von mir gesteckten Blätter überhaupt kein abnorm kräftiges Flächenwachstum auf. Die sich so verhaltenden Pflanzen lassen sich in zwei Kategorien zerlegen: a) bei der ersten erfolgt gar kein sekundäres Wachstum in den Spreiten mehr, b) bei der zweiten tritt nach der Bewurzelung eine abnorme Verdickung der Lamina ein.

a) Die Spreiten der zur ersten Gruppe gehörigen Blattstecklinge unterscheiden sich also von den normalen überhaupt nicht. Ein derartiges Verhalten ließ sich z. B. an den Blättern von *Hoya carnosa* beobachten, die Lindemuth anderthalb Jahr lang als Stecklinge kultiviert hatte, ferner an *Vitis vinifera, Fuchsia hybrida, Amarantus cruentus und Catalpa bignonioides;* zwar ist damit nicht gesagt, daß den ausgewachsenen normalen Spreiten der genannten Arten überhaupt die Fähigkeit mangelt, nachträglich beim Stecken in die Dicke zu wachsen. In der Zeit jedoch, während der ich diese Species als Blattstecklinge zog, trat die fragliche Erscheinung jedenfalls nicht an ihnen ein.

b) Als zur zweiten Kategorie gehörig sind die weichen, z. T. fleischigen Blätter von *Bryophyllum calycinum, Sedum spectabile, Peperomia marmorata, Episcia cupreata* und *Hydrangea Hortensia* sowie die derben, lederartigen Blätter von *Evonymus japonica* und *Hedera helix* zu rechnen.

Von historischem Interesse ist die Tatsache, daß bereits Knight (1816) die gleiche Erscheinung an einem von ihm den Winter hindurch kultivierten Blatte von *Mentha* beobachtet hat.

Hinsichtlich der Art, wie die abnorme Verdickung zustande kommt, kann ich wiederum zwei Typen unterscheiden. α) Bei dem einen ist die Verdickung hauptsächlich auf Rechnung einer annähernd gleichmäßigen Vergrößerung aller Zellen des Mesophylls. des Wasserspeichergewebes, falls ein solches vorhanden ist, und unter Umständen auch der Epidermis zu setzen, β) bei dem anderen dagegen namentlich auf das besonders starke Wachstum eines einzigen Gewebes.

α) Als Beispiel für den ersteren Typus möchte ich zunächst

5. Bryophyllum calycinum

anführen.

Bei vier am 30. Juni 1904 mit dem unteren Ende des Blattstiels in feuchten Sand gesteckten Blättern entwickelten sich zuerst die an den Einkerbungen der Spreite gelegenen Knospen: bei zweien von ihnen bewurzelten sich nach etwa drei Wochen die Stiele. Von fünf im November desselben Jahres noch einmal gesteckten Blättern zeigten sogar vier nach einiger Zeit eine Bewurzelung. Ebenso konnte Lindemuth an Blattstecklingen fast immer eine Wurzelbildung am Grunde des Stiels beobachten, nachdem vorher die Knospenanlagen ausgetrieben hatten. Die Bewurzelung des Blattstiels von *Bryophyllum calycinum* ist also eine gewöhnliche Erscheinung.

Die Angaben mehrerer Autoren, von Wakker (1885, S. 46), de Vries (1891, S. 63) und Goebel (1903, S. 133), wonach *Bryophyllum*-Blättern, als Stecklinge kultiviert, die Fähigkeit abgehe, am Blattstiel Wurzeln zu treiben, sind also nicht zutreffend. Nach Goebel besteht zwischen dem Austreiben und der weiteren Entwicklung der blattbürtigen Knospen einerseits und der Wurzelbildung am Blattstiel andererseits ein korrelatives Verhältnis, wonach die Wurzeln erst am Blattstiel entstehen, nachdem die sich auf der Spreite entwickelnden Sprosse beseitigt worden sind. Lindemuths und meine Versuche führten, wie gesagt, zu dem hiervon abweichenden Ergebnis, daß die Wurzelbildung am Stiel unabhängig von der weiteren Entwicklung der blattbürtigen Knospen verläuft.

Von den Ende Juni gesteckten Blättern kultivierte ich eines bis Mitte Dezember. Es gelang mir, unter den am Blattrande sich entwickelnden Sprossen einen, der sich besonders kräftig entfaltete, bis Mitte Oktober auf dem Blatte zu erhalten, indem ich dem Bestreben des jungen Pflänzchens, sich durch Bildung von Wurzeln von dem mütterlichen Blatte unabhängig zu machen, durch Beseitigung derselben entgegenwirkte. Nach der angegebenen Zeit löste sich aber der Sproß, der bereits eine Höhe von 7 cm auf dem Blatte erlangt hatte, von diesem los. Die Spreite des so behandelten Stecklings hatte sich im Vergleich zur normalen bedeutend verdickt. Die gleiche Erscheinung konnte ich auch an dekapitierten Bryophyllumpflanzen erzielen und Goebel (1903, S. 133—134) an Blattstecklingen, die der blattbürtigen Knospen beraubt worden waren, wahrscheinlich hätten sich aber die Blätter unseres Autors nach dem oben gesagten auch ohne den operativen Eingriff verdickt.

Im übrigen beruhte die Verdickung eines Blattes einer entsproßten *Bryophyllum*-Pflanze — die blattbürtigen Sprosse waren an ihr nicht beseitigt worden —, ebenso wie es Goebel für seinen Fall angibt, hauptsächlich auf einer Streckung der etwa isodiametrischen Mesophyllzellen. Das genannte Blatt hatte fast die doppelte, das von mir weiter oben erwähnte, als Steckling kultivierte Blatt fast die dreifache Dicke gegenüber der normalen erreicht.

6. Episcia cupreata.

Die Spreite eines vom 14. Juni 1904 bis zum 1. Oktober desselben Jahres als Steckling gezogenen Blattes verhielt sich hinsichtlich der Dicke zu normalen Blättern wie 8:5.

Auch hier hatten sich die Mesophyllzellen — die Palisadenschicht allerdings kaum merklich — und ebenso die großen, hauptsächlich der Wasserspeicherung dienenden Epidermiszellen der Ober- und Unterseite beträchtlich gestreckt. Teilungen konnte ich nicht wahrnehmen.

β) Die zum zweiten Typus gehörigen Fälle sind, wie erwähnt, dadurch gekennzeichnet, daß bei ihnen die Verdickung hauptsächlich infolge des abnorm ausgiebigen Wachstums eines einzelnen Gewebes erfolgt. Als derartige Gewebe kommen für die jetzt zu besprechenden Blattstecklinge das Wassergewebe und das eigentliche Assimilationssystem, die Palisadenzellen, in Betracht.

7. Peperomia marmorata.

Ein schönes Beispiel für den ersteren Fall fand ich in einem vom 1. August bis Dezember 1904 kultivierten *Peperomia*-Blatte, bei dem die am Grunde des Blattstiels immer wieder erscheinenden Adventivsprosse stets beseitigt wurden. An der Spreite dieses Blattes war eine bedeutende, schon beim Anfühlen der Pflanze sich kundgebende Verdickung eingetreten.

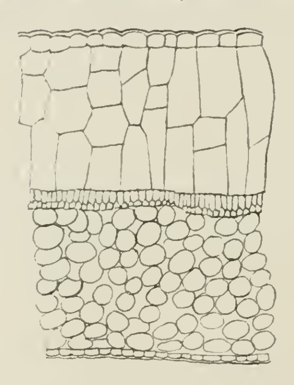
Der Querschnitt der normalen Blattspreite weist unter der oberen Epidermis, wie das Figur 3 darstellt, ein Wasserspeichergewebe von schwankender Schichtenzahl (2—5 Zelllagen) auf, darunter eine meist aus 1—2 Zellreihen bestehende, stark chlorophyllhaltige Mesophyllschicht, deren einzelne Elemente nur wenig palisadenartig ausgebildet sind. Die Unterseite des Blattes nimmt das Schwammparenchym ein, dessen Schichtenzahl ebenfalls schwankend ist (meist 8—10 Zelllagen).

Sehr beachtenswert war das verschiedenartige Verhalten der genannten Gewebe beim Dickenwachstum in unserem gesteckten Blatt. Während nämlich die Zellen des eigentlichen Assimilationsgewebes sowie des Schwammparenchyms infolge sekundären Wachstums ihr Lumen nicht beträchtlich erweitert hatten, hatte sich das Wasserspeichergewebe reichlich auf das doppelte, wie man aus beistehender Figur ersieht, an manchen Stellen sogar fast auf das vierfache der normalen maximalen Ausdehnung vergrößert. Die normalen *Peperomia*-Pflanzen und die gesteckten Blätter wuchsen dabei in demselben Gewächshaus, also abgesehen von dem wichtigen Faktor, der in der Trennung des Blattes vom wachsenden Sproßsystem beim Steckling gegeben war, unter sonst gleichen Bedingungen: die Luftfeuchtigkeit war also für beide Arten von Blättern die gleiche, wenn auch vielleicht mancher anfangs geneigt sein möchte, die verschiedene Dicke der gezeichneten Spreiten auf einen verschiedenen Feuchtigkeitsgehalt der Luft zurückzuführen, in Hin-

blick auf das Ansehen längerer Zeit in trockner und andererseits in feuchter Atmosphäre kultivierter Blätter. Das genannte Wachstum ist vielmehr lediglich als eine Folge der Loslösung des Blattes vom Sproßsystem zu betrachten.

Eine Vermehrung der Zellen infolge von Teilungen war im Steckling nicht zu beobachten, dagegen hatten sich die einzelnen Elemente des Wasserspeichergewebes in der zur Blattfläche senkrechten Richtung bedeutend gestreckt, manche auf ein Mehrfaches ihrer ursprünglichen Länge.

Bei einer zweiten Gruppe von Blättern übernimmt, wie oben angedeutet, ein anderes Gewebe hauptsächlich die Verdickung der Spreite: die Palisadenzellen. Als Beispiele für diesen Wachstummodus führe ich die von mir bezw. von Lindemuth kultivierten Blätter von *Evonymus japonica*, *Hedera helix* und *Hydrangea Hortensia* an.



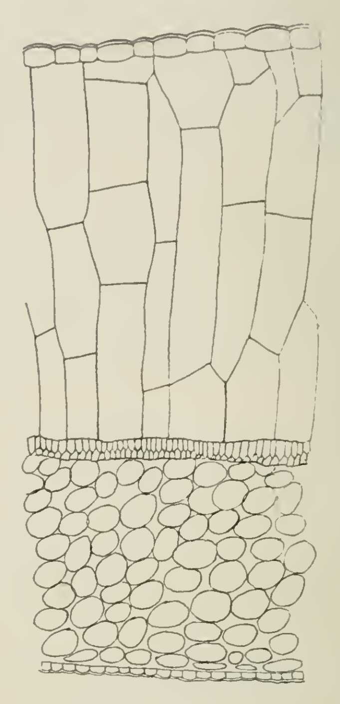


Fig. 3.

Peperomia marmorata.

Querschnitt durch die Spreite, links eines normalen Blattes, rechts eines Stecklings.

8. Evonymus japonica.

Die Spreite weist hier unter der stark verdickten Epidermis ein aus drei Zelllagen bestehendes Palisadengewebe auf, dessen einzelne Elemente aber nicht sonderlich lang gestreckt sind; die der untersten Schicht sind schon mehr als Sammelzellen ausgebildet, und ihre Breite ist kaum geringer als ihre Höhe. Eine Vergrößerung der Spreite hatte vielleicht die derbwandige Oberhaut unmöglich gemacht, dafür war aber im Steckling eine bedeutende Verdickung der Lamina eingetreten: das Verhältnis der zur Spreitenfläche senkrechten Dimension zwischen normalem Blatt und Steckling war 12:21.

Zur Untersuchung diente mir ein von Lindemuth vom Herbst 1903 fast anderthalb Jahr lang kultiviertes Blatt. Bei diesem Steckling war ein so beträchtliches sekundäres Wachstum der Mesophyllzellen, vor allem der Palisaden, senkrecht zur Blattfläche erfolgt, daß manche von ihnen fast die dreifache der gewöhnlichen Länge erreicht hatten; auch die Zellen der dritten Schicht hatten typische Palisadenform angenommen. Ein sehr anschauliches Bild von dem im Vergleich zum Schwammparenchym starken Wachstum des Palisadengewebes gibt folgendes Zahlenverhältnis. Während in ausgewachsenen normalen Blättern des Universitätsgartens die genannten Schichten nur ein Drittel von der ganzen Dicke der Spreite ausmachen, betrug ihre Mächtigkeit im Steckling fast über die Hälfte der ganzen Blattdicke.

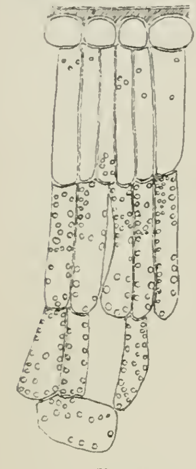


Fig. 4.

Evonymus japonica
Verteilung der Stärke in dem Assimilationsparenchym eines 1½ Jahr lang kultivierten Blattstecklings.

Ernährungsphysiologisch interessant ist ferner die Tatsache, daß in der Stecklingsspreite selbst eine bedeutende Anhäufung von Assimilaten eintrat; es hängt das vielleicht mit der bei unserer Pflanze relativ kurzen Länge des Blattstiels zusammen, so daß in diesem nur ein kleiner Teil der gebildeten Kohlehydrate zur Speicherung Unterkunft finden konnte.

In der ersten Palisadenschicht konnte ich nur verhältnismäßig wenig Amylum nachweisen, dafür war aber in den darunter befindlichen Schichten eine so ansehnliche Menge ziemlich grobkörniger Stärke angehäuft worden, daß hier die Zellen neben der ihnen normal hauptsächlich nur zukommenden Funktion der Assimilation auch noch in weitem Maße die der sonst nur vorübergehenden Speicherung übernommen hatten (vgl. Figur 4).

9. Hedera helix.

Die normale Spreite von *Hedera helix* besitzt unter der Epidermis eine Lage ziemlich kurzer Palisadenzellen, hieran schließt sich dann nach unten eine Sammelzellenschicht von noch geringerer Höhe. Ihre Elemente sitzen auf den äußersten, fast isodiametrischen Zellen des Schwammparenchyms auf, das sich etwa aus acht Zellschichten zusammensetzt.

In einem von Lindemuth fast anderthalb Jahr lang kultivierten Blattsteckling war eine bedeutende Verdickung der Spreite eingetreten, so daß sich diese in Bezug auf die Dicke zu normalen Blättern wie 37 : 22 verhielt. Das sekundäre Wachstum beruhte auch in diesem Falle vor allem auf einer Streckung der Palisadenzellen.

Im gewöhnlichen Blatt besitzen die beiden Palisadenschichten (die Sammelzellenlage hierbei mitgerechnet) im Vergleich zum Schwammparenchym etwa nur die halb so große, zur Blattfläche

senkrechte Ausdehnung. Eine kräftigere Entwicklung des eigentlichen Assimilationsgewebes konnte ich auch in den unter den besten Beleuchtungsverhältnissen gedeihenden Epheublättern des Universitätsgartens nicht beobachten; desgleichen zeigt das Querschnittsbild eines Sonnenblattes von *Hedera helix*, das Pick (1882) in einer Abhandlung gibt, im Vergleich zu meiner Zeichnung keine bedeutendere Ausbildung des Palisadengewebes. Dagegen hatte dieses, wie man aus Figur 5 ersieht, im Steckling dieselbe Mächtigkeit erreicht wie das Ableitungsgewebe.

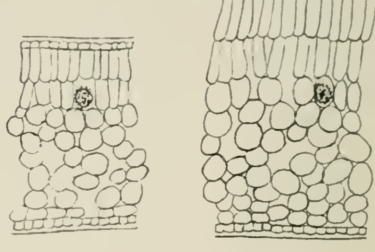


Fig. 5.
Hedera helix.
Querschnitt durch die Spreite, links eines normalen Blattes, rechts eines ca. $1^1/_2$ Jahr lang kultivierten Stecklings.

Die abnorme Verdickung der Spreite war vor allem dem starken, senkrecht zur Blattfläche gerichteten Wachstum der eigentlichen Palisaden zuzuschreiben; das Längenverhältnis derselben im Steckling zu den normalen war 7 : 3. Schon weniger hatten sich die Sammelzellen gestreckt; das Verhältnis war hier etwa 3 : 2. Die äußerste Schicht des Schwammparenchyms war stellenweise auch gewachsen. Auf das Vorhandensein von Teilungen in der äußersten Palisadenschicht des Stecklings lege ich bei der Erklärung seines Dickenwachstums weiter kein Gewicht, da sie sich hier schon im ausgewachsenen normalen Blatt vorfinden. Daß aber tatsächlich in der äußersten Palisadenzellschicht zahlreiche Teilungen auftreten können, geht aus den Angaben von Mer (1879, S. 18 und 1886, S. 140) über ein sechs Jahre lang als Steckling kultiviertes Blatt von *Hedera helix* hervor. Mer hatte im Oktober 1876 ein Epheublatt gesteckt, das sich im nächsten Jahr bewurzelte. Nach vierjähriger Kultur konnte der französische Forscher im großen und ganzen auch nur die Veränderungen an der Blattspreite beobachten, die ich oben für das von Lindemuth gezogene Blatt beschrieben habe. Aber später teilten sich die Palisaden der äußersten Schicht mehrfach, an manchen Stellen sogar in so reichlichem Maße, daß man hier geradezu von der Bildung eines Meristems sprechen konnte. Dieses spaltete nach außen fortwährend neue Zellen ab, so daß die Epidermis stellenweise emporgehoben und an manchen Orten auch wohl gesprengt wurde. Auch auf der Blattunterseite war die genannte Erscheinung zuweilen sichtbar.

Als ein weiteres und letztes, zu dieser Gruppe gehöriges Beispiel möchte ich das Verhalten gesteckter Blätter von

10. Hydrangea Hortensia

anführen.

Zur mikroskopischen Untersuchung benutzte ich ein von mir Mitte Juli 1904 gestecktes, bis Ende Januar 1905 gezogenes Hortensienblatt. Die Spreite desselben hatte sich im Vergleich

zur normalen nicht bemerkenswert vergrößert, wohl aber ansehnlich verdickt (Verhältnis 5 : 3).

Die Verdickung der Spreite war auch in diesem Falle auf Rechnung des relativ starken Wachstums der beiden Palisadenschichten zu setzen. Im Gegensatz zu *Hedera helix* hatten sich hier gerade die Palisaden der zweiten Schicht am bedeutendsten gestreckt (stellenweise noch ansehnlicher, als es in Figur 6 erscheint). So verhielt sich ihre Länge im Steckling gegenüber dem normalen Blatt wie 3 : 1; die entsprechenden Größen für die erste Schicht waren dagegen nur 15 : 7.

Eine Teilung in den Elementen des Assimilationssystems konnte ich nicht feststellen; also war, wie auch sonst fast überall in den beschriebenen Fällen, die Verdickung der Spreite nur infolge einer Vergrößerung bereits im normalen Blatt vorhandener Zellen zustande gekommen. Es bleibt dabei natürlich nicht ausgeschlossen, daß die von mir kultivierten Blätter bei einer noch längeren Kultur in manchen ihrer Elemente auch Teilungen aufweisen können; ihre Zellen haben dann offenbar ein Maximum an Höhe erreicht, über welches hinaus sie nicht mehr wachsen können, ohne sich dabei zu teilen. Als ein hierher gehöriges Beispiel dürfen wir den oben angeführten, von Mer am Epheu studierten Fall betrachten.

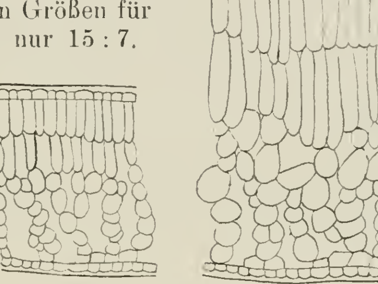


Fig. 6.

Hydrangea hortensia.

Querschnitt durch die Spreite, links eines normalen Blattes, rechts eines Stecklings.

II. Der Blattstiel.

Im Gegensatz zum Stamm besitzt der Blattstiel nur eine begrenzte Lebensdauer. Seine innige Verbindung mit der Spreite bringt es mit sich, daß er häufig infolge des Laubfalls nur ein gewisses, im Vergleich zum Stamm recht unbedeutendes Alter erreicht. So kommt es, daß der Blattstiel — ich denke hierbei besonders an die Holzgewächse — bald seine endgültige histologische Struktur erlangt, die vegetative Achse dagegen von Jahr zu Jahr eine Vermehrung ihrer Elemente erfährt. Während im Blattstiel nämlich das Cambium seine Tätigkeit einstellt, nachdem das Blatt seine definitive Gestalt erreicht hat, bewahrt es in der Achse bis in das hohe Alter hinein im Verein mit dem meist aus den primären Markstrahlen entstehenden Interfascicularcambium seine Funktion. Auf dieses verschiedene Verhalten des Cambiums im Blattstiel und Stamm der Gymnospermen und Dicotyledonen hat bereits van Tieghem (1879) hingewiesen.

Dem starken Wachstum des in der Achse vorhandenen Holzringes kann die Epidermis in den meisten Fällen nicht folgen; sie

wird häufig gesprengt, und an ihre Stelle tritt als das darunter liegende Rindenparenchym schützendes Gewebe der Kork, später auch wohl die Borke. Peridermbildung an Blattstielen ist dagegen eine verhältnismäßig seltene Erscheinung und ist dann meist pathologischer Natur. Gegenüber der Konstanz, die sich in Betreff des Ortes der Korkentwicklung und seiner Ausbildung bei dem Stengel geltend macht, ist nach Sorauer (1886, S. 219—222) bei den Blattkorkwucherungen das Zufällige hervorzuheben. Auch tritt die Peridermbildung am Blatte nur an manchen Stellen und bei einzelnen Pflanzen einer Species, zuweilen, wie es Sorauer für die „Korksucht" bei *Ribes Grossularia* angiebt, nur in gewissen Jahren auf.

Der Hauptunterschied zwischen der histologischen Struktur des Stammes und der des Blattstiels besteht demnach darin, daß der letztere kein dauernd tätiges, das Dickenwachstum bedingendes Cambium und kein Korkbildungsgewebe besitzt.

Für die experimentelle Anatomie erwächst nun die Frage, ob es nicht möglich ist, unter geeigneten Kulturbedingungen auch im Blattstiel das Fascicularcambium zu erneuter Tätigkeit anzuregen, vielleicht auch die Bildung eines sonst nicht vorhandenen Interfascicularcambiums und Phellogens hervorzurufen. Wir werden später sehen, daß in der Tat die fraglichen Erscheinungen in Blattstecklingen eintreten können.

Das Dickenwachstum der Dicotylen erfolgt bekanntlich auf zweierlei Arten: meist wird der sekundäre Zuwachs nur durch ein Cambium, in wenigen Fällen, die man als anomal bezeichnet, aber außer diesem noch durch sich neu bildende Cambien vermittelt, wie das namentlich bei verschiedenen Familien aus der Reihe der *Centrospermae* der Fall ist.

A. Das Dickenwachstum des Stammes ist abnormal.

Als zur zweiten Abteilung von dicotylen Pflanzen gehörige Beispiele sollen zunächst einige Amarantaceenblattstecklinge in ihrem Verhalten beschrieben werden.

1. Iresine Lindeni.

Der normale Blattstiel weist auf seiner Oberseite bei dieser Pflanze eine Rinne auf, ist also dorsiventral gebaut, wie man aus Figur 1 auf beigefügter Tafel ersieht. Auf der Epidermis erheben sich mehrzellige Trichome. Die Gefäßbündel sind in einer nach oben offenen Sichel angeordnet, die meist aus fünf isolierten Leitsträngen besteht; von diesen zeichnen sich zwei seitlich gelegene vor den anderen durch ihre Größe besonders aus. In den Flügeln verläuft in der Regel noch je ein Bündel. Dem Leptom der Leitstränge sind lang gestreckte, schwach collenchymatisch verdickte Zellen vorgelagert. Abgesehen davon, stellen die Bündel reines Mestom dar.

In dem bereits auf S. 174[9] genannten Lindemuthschen Blattsteckling traten bedeutende Veränderungen ein, so daß das Aus-

sehen des Stielquerschnittes am Schluß der dreivierteljährigen Kultur ein ganz anderes wie unter normalen Verhältnissen war. Dieser Unterschied sprach sich schon deutlich in der äußeren Gestalt des Stieles aus. Er war zunächst bedeutend dicker geworden als vorher. An ausgewachsenen normalen Stielen konnte ich am Grunde eine maximale Breite und Länge des Querschnittes von 2 bezw. 3 mm wahrnehmen, beim Steckling betrugen dagegen die entsprechenden Größen 3,5 resp. 12 mm.

Die auffallendsten Veränderungen bot indessen das mikroskopische Bild dieses Blattstiels dar (vgl. Tafel, Figur 2).

Ganz abweichend vom normalen Stiel war es zu einer wie im Stamm aus der Epidermis heraus erfolgenden Bildung von Periderm gekommen, vor allem an den Fußstücken der Trichome. Das neu entstandene Gewebe erstreckte sich allerdings meist nur auf wenige Zelllagen.

Der Hauptunterschied zwischen dem normalen und unserem Blatte beruhte aber auf dem eigentümlichen Verhalten der Bündel beim Dickenwachstum.

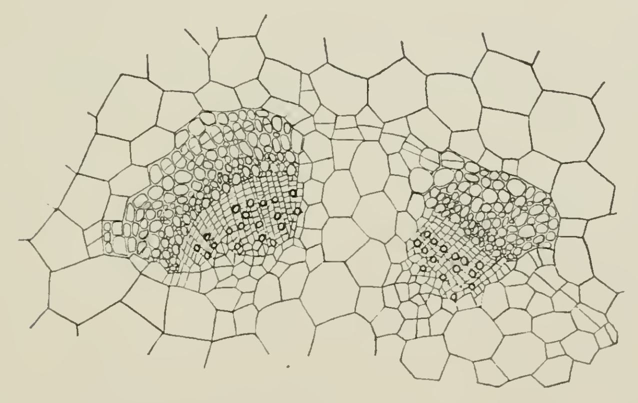


Fig. 7.

Iresine Lindeni.

Querschnitt durch den Blattstiel eines Stecklings. Entstehung des Extrafascicularcambiums. Etwas schematisiert.

Der Blattstiel wächst nämlich nach der Bewurzelung nach demselben Modus in die Dicke wie der Stamm der *Iresine*, wie die Amarantaceen überhaupt; d. h. nicht ein und dasselbe Cambium vermittelt den Zuwachs, sondern verschiedene außerhalb der ursprünglichen Bündel (extrafascicular) nach einander in zentrifugaler Folge angelegte Cambiumzonen. Bei einem am 18. Mai 1904 gesteckten Blatte, das sich am 30. Mai bewurzelt hatte und am 28. Juni der mikroskopischen Untersuchung geopfert wurde, konnte ich die Entstehungsweise des ersten extrafascicularen Cambiums deutlich beobachten.

In den collenchymatisch verdickten Zellen, die das Leptom der größeren Bündel außen umgürten, traten tangentiale Teilungen auf,

die sich zwischen die primären Markstrahlen hindurchzogen, aber nicht immer in derselben Entfernung von den ursprünglichen Bündeln, sondern bald ihnen etwas näher, bald etwas ferner, und zwar zu einer Zeit, wo das Fascicularcambium der Primärstränge das Dickenwachstum noch nicht eingestellt hatte (vgl. Figur 7).

Ein von mir am 30. April 1904 gestecktes Blatt zeigte nach sechswöchentlicher Kultur die extrafascicularen, neben einander liegenden Cambien in Tätigkeit; an mehreren Stellen hatten sich aus ihnen Gefäße und Leptomgruppen herausdifferenziert. Außerhalb der letzteren traten stellenweise schon wieder neue tangentiale Teilungen auf, die vermutlich als die ersten Entwicklungsstadien sekundärer Extrafascicularcambien aufzufassen waren. Infolge einer radialen Streckung der zwischen den primären Bündeln und den ersten extrafascicularen Verdickungszonen gelegenen (früher collenchymatisch verdickten) Zellen war der Abstand beider größer geworden.

Auf Grund dieser entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen konnte ich mir jetzt das Zustandekommen des kompliziert gebauten Holzkörpers im Lindemuthschen Steckling erklären.

Infolge einer bedeutenden Streckung der innerhalb der Bündelsichel gelegenen Parenchymzellen sowie der primären Markstrahlen waren die Gefäßbündel weit nach außen geschoben worden: so war die Entfernung der beiden großen, seitlich an der Sichel gelegenen Stränge über dreimal so groß im Steckling geworden wie im normalen Blatt. Die primären Bündel hatten sich in tangentialer Richtung verbreitert, indem sich die zwischen den Gefäßen des ursprünglichen Hadroms gelegenen Holzparenchymzellen bedeutend, manchmal auf das doppelte ihrer normalen Länge und Breite gestreckt hatten.

Während das Dickenwachstum in den Bündeln des gewöhnlichen Blattstiels bald nach der Produktion von einigen Gefäßen und dazwischen gelagertem Holzparenchym von der Pflanze eingestellt wird, hatte im Steckling das Fascicularcambium von neuem seine Tätigkeit aufgenommen und wie im Stamm außer neuen Gefäßen auch noch mechanisches Gewebe, Libriform, gebildet, daneben in den größeren Bündeln auch Markstrahlen. Indem auch das Leptom durch neue Elemente bedeutend vermehrt worden war, hatten so manche Stränge im Steckling fast die dreifache Dicke gegenüber der normalen erreicht. Zu diesem abnormen sekundären Dickenwachstum war ferner noch der durch die Extrafascicularcambien verursachte Zuwachs hinzugekommen; an manchen Stellen fanden sich in zentrifugaler Folge drei neu gebildete Verdickungszonen vor. Die Cambien waren verschiedentlich noch tätig und spalteten auf der Seite des Xylems weiterhin Gefäße und Libriform ab, während rechts und links von ihnen manche Cambien von gleichem Alter ihr Dickenwachstum bereits eingestellt hatten und sich außerhalb von ihnen wiederum neue zeigten. So kam der kompliziert gebaute Holzkörper im Lindemuthschen Steckling zustande. Die eigenartige Vergrößerung des Leitungs- bezw. mechanischen Systems ließ sich hier bis in die Spreite hinein verfolgen. Die Xylemelemente des sekundären Zuwachses waren verholzt.

Auch das Rindenparenchym hatte ein bedeutendes Wachstum, manchmal auch Teilungen erfahren. So fanden sich im Steckling Parenchymelemente vor, die eine Länge und Breite von 350 bezw. 310 μ besaßen, während die normalen Zellen im Maximum eine Länge von 120 und eine Breite von 110 μ aufwiesen.

Manche Epidermiszellen des Blattstiels hatten, falls nicht Teilungen in ihnen aufgetreten waren, ihre Membranen beträchtlich vergrößert, wie es ja auch in der Spreite der Fall war. Normale Epidermiszellen besaßen im Maximum eine Länge und Breite von 50 μ; im Steckling fanden sich dagegen Oberhautzellen bis zu einer Länge und Breite von 95 bezw. 68 μ vor.

Die Libriformfasern sowie die parenchymatischen Elemente des Holzkörpers und das Rindenparenchym hatten reichlich Stärke gespeichert und zwar in einer derartigen Fülle, daß sich beim Hineinbringen der Schnitte in Wasser ganze Wolken von Stärke aus den Zellen herauslösten. Das Libriform und das Parenchym wurden also in ausgiebiger Weise zur Stärkespeicherung verwendet. Ganz besonders gilt das aber für die bereits bei der Besprechung der Spreite genannten knolligen Gebilde.

Was die Entwicklungsgeschichte der Gefäßbündel im Stamm und im normalen Blattstiel anbetrifft, so scheiden sich aus den sich vom Urmeristem herausdifferenzierenden Cambiumsträngen auf der Innenseite zunächst einige Gefäße und Holzparenchymzellen, auf der Außenseite dagegen Leptomelemente ab. Nach einiger Zeit beginnt das eigentliche Dickenwachstum der Bündel, indem die an der Grenze von Leptom und Hadrom gelegenen Zellen tangentiale Teilungen eingehen und zu den Hadromelementen neue, wiederum Gefäße und Holzparenchym, hinzufügen. Im Blattstiel stellt, wie wir sahen, die Verdickungszone unter normalen Verhältnissen bald ihre Tätigkeit ein, im Stengel dagegen wirkt sie weiter, nachdem an der Außenseite des Leptoms bereits das Extrafascicularcambium hervorgegangen ist; es wird dann vom Cambium vor allem außer Gefäßen auch noch mechanisches Gewebe, Libriform, entwickelt. Im Blattstiel gesteckter Blätter kann man nun, wie wir gesehen haben, den gleichen Wachstumsmodus beobachten.

Daß aber der Stiel unter den geänderten Bedingungen vollkommen Stammstruktur angenommen habe, darf man nicht erwarten; dazu scheint das Gewebe des normalen Blattstiels bereits viel zu differenziert zu sein. So war es im Steckling nicht zur Bildung eines geschlossenen Holzringes gekommen, wie wir ihn in der Achse vorfinden.

Eine weitere Annäherung des Stecklingsblattstieles an den histologischen Bau des Stammes liegt dagegen ferner darin, daß sich vor den Leptomgruppen, die zuletzt von den äußersten Cambiumstreifen gebildet worden waren, an einigen Stellen Bastfasern vorfanden; im Stamm kann man hier ganze Gruppen von Stereiden wahrnehmen.

2. Achyranthes Verschaffelti.

Der normale Blattstiel weist auf seinem Querschnitt, wie man aus Figur 8a ersieht, fünf in einer Sichel angeordnete Bündel auf, von denen sich wie bei *Iresine* die beiden seitlich gelegenen durch ihre Größe von den anderen unterscheiden. Etwas abseits von dieser Leitbündelgruppe liegt oberhalb in der Nähe der Flügel des wiederum dorsiventral gebauten Blattstiels auf jeder Seite ein kleineres Bündel.

Wie bei *Iresine* trat nach dem Stecken ein starkes abnormes Wachstum ein, und zwar im allgemeinen nach demselben Modus, wie wir ihn bei *Iresine* kennen gelernt haben. Auch hier ging das Extrafascicularcambium aus den dem Leptom vorgelagerten kollenchymatisch verdickten Zellen hervor. In dem sekundären Zuwachs wurde ebenfalls typisch mechanisches Gewebe, Libriform, entwickelt, wenn es auch nicht in dem von mir kultivierten Blatte in derselben Mächtigkeit auftrat wie bei *Iresine;* vielleicht lag das aber nur daran, daß das Blatt nicht genügend lange gezogen worden war.

Besondere Erwähnung aber verdient hier das Verhalten der beiden kleinen, abseits von der Bündelsichel gelegenen Stränge beim Dickenwachstum. Während bei *Iresine* die entsprechenden Bündel über ihre normale Entwicklung im Steckling kaum hinausgingen, trat bei *Achyranthes* ein bedeutendes nachträgliches Wachstum derselben ein. Indem ihre Cambien sich über die anfänglichen, seitlichen Enden immer weiter hinaus um den Holzteil herum erstreckten, waren sie fast hadrozentrisch geworden; außerhalb war wie bei der Hauptgruppe eine hier fast rings um das primäre Bündel herum verlaufende Cambiumzone entstanden, aus der sich bereits sekundäre Leptom- und Hadromgruppen herausdifferenziert hatten. Im Anschluß an das Extrafascicularcambium waren an den oberen Enden der Sichel im Rindenparenchym zahlreiche antikline und perikline Teilungen eingetreten, so daß es ganz den Anschein hatte, als wäre bei noch längerer Kultur die mittlere Bündelsichel zu einem ganzen Ringe ausgewachsen. Jedenfalls wies aber der Blattstielquerschnitt, wie das Figur 8b darstellen soll, gewissermaßen drei verschiedene Holzkörper auf, die mittlere Gruppe und die seitlich gelegenen Bündel, die sich unabhängig voneinander nach der den Amarantaceen eigenen Weise verdickt hatten.

Fig. 8.

Achyranthes Verschaffelti.

Querschnittschema, links eines normalen Blattes, rechts eines vom 18. Mai 1904 bis Ende 1904 kultivierten Stecklings. Blattstiel.

Wie bei *Iresine* war ein bedeutendes Wachstum der Rinden-

zellen und der Epidermis eingetreten, vor allem in den die mittlere Sichel von den kleineren Holzkörpern trennenden Markstrahlen. Doch fanden sich im Parenchym auch unregelmäßig verlaufende Teilungen vor.

Die schon normal vorhandenen Calciumoxalat führenden Rindenzellen waren ebenfalls bedeutend gewachsen und in ihrem Innern ganz mit dem Exkret erfüllt. Vor allem aber war das Rindengewebe, wie bei *Iresine*, in hohem Grade zur Speicherung von Stärke herangezogen worden.

Stellenweise hatte sich auch Kork gebildet, dessen Phellogen, wie im Stamm, aus der Epidermis hervorging.

Auf dem Hauptblattnerven einer von Lindemuth entgipfelten *Achyranthes*-Pflanze hatten sich, wie im ersten Teil bereits erwähnt, unterseits Wucherungen entwickelt, und zwar erschien hier der Blattstiel an Stelien von über 1 cm Länge verdickt und verkorkt; verschiedentlich erhoben sich aus dieser Anschwellung noch besondere, kuglige Gebilde, wie ich sie auch an einem meiner Blattstecklinge beobachtet hatte.

Bei der Lindemuthschen Pflanze konnte ich die Entwicklungsgeschichte der eigenartigen Bildungen feststellen.

Aus ganz jungen Stadien ersah ich, daß die Wucherungen hier nicht etwa verkümmerte und zu Knollen umgewandelte Wurzeln darstellen; denn in diesem Falle hätte ich die Anlage eines Wurzelkörpers, der dann später die Rinde durchbricht, beobachten müssen. Vielmehr stellen sie Partien der Nerven dar, die sich aus irgend einem Grunde in stärkerem Grade als die sie umgebenden Teile nach dem Amarantaceentypus verdicken. Bei den kugligen Gebilden erfolgt die Anlage neuer Cambiumzonen nicht auf der Fläche eines Zylinders, dessen Achse mit der des sich verdickenden Organes zusammenfällt, wie das sonst beim Blattnerven, Stiel oder Stamm der Fall ist, sondern auf Kugelschalen, die in zentrifugaler Folge auftreten. Indem sich so eine Cambiumzone vor die andere lagert und Phloem und Xylem produziert, kommen die eigenartigen Bildungen zustande (vgl. Figur 9). Im Parenchym derselben fand ich in reichlichem Maße Stärke sowie Calciumoxalat vor. Das Periderm, mit dem die Knollen ganz und gar bedeckt waren, ging aus der Epidermis hervor.



Fig. 9.

Achyranthes Verschaffelti.

Querschnitt durch eine knollenförmige Wucherung am Blattstiel eines Stecklings. Schematisiert.

Es ist aber nicht ausgeschlossen, daß in manchen Fällen die Wucherungen verkümmerte, zu Knollen umgebildete Wurzeln darstellen. So konnte ich an Stecklingen gelegentlich beobachten, daß aus dem unteren Teil des Blattstiels äußerlich als regelrechte Wurzeln anzusprechende Organe hervorbrachen; sie erreichten aber nur eine geringe Länge und gestalteten sich dann, ohne mit der Topferde in Berührung zu kommen, zu Knollen um.

Eine andere Bildung, die man an dem *Achyranthes*-Blattstiel, übrigens ebenso bei *Iresine*, experimentell hervorrufen kann, besteht darin, daß der Grund des Stiels an entsproßten Pflanzen nach einiger Zeit anfängt, sich polsterartig zu verdicken, um schließlich eine recht ansehnliche Größe zu erreichen. So hatte Lindemuth Gebilde erzielt, die eine Länge und Breite von über 1 cm erlangt hatten. In dem oberen Teil des Blattstiels bis hinein in die Spreite war wieder das abnorme Dickenwachstum eingetreten.

Die Vergrößerung des Blattkissens war hauptsächlich auf Rechnung des Grundparenchyms erfolgt, indem dieses sich nach allen Seiten kräftig geteilt hatte. Es war so in der Wucherung zur Bildung von kleinzelligem Parenchym gekommen, in dem überall vielmals größere, Kristallsand speichernde Zellen eingebettet lagen, und zwar war hier das Calciumoxalat in einer Weise angehäuft, wie ich sie weiter oben im Blattstiel nicht beobachten konnte, so daß also das Blattpolster von der Pflanze hauptsächlich zum Exkretbehälter umgebildet worden war. In den kleinen Zellen fand sich wieder reichlich Stärke vor. Die Oberfläche des ganzen, neu entstandenen Organs war mit Periderm bedeckt.

Es handelt sich hier offenbar um die Erzeugung ähnlicher Gebilde, wie sie Vöchting (1902) für Pflanzen von *Brassica oleracea v. bullata*, dem Kohlrabi, beschrieben hat, denen er die gerade angelegten Infloreseenzachsen sowie sämtliche Sproßvegetationspunkte genommen hatte, und wo nun »infolge der Ernährungshypertrophie knollenartige Blattkissen erzeugt werden, Organe, die im normalen Entwicklungsgange unserer Pflanze niemals entstehen.« In den genannten Bildungen fiel der außerordentlich reichliche Gehalt an Calciumphosphat auf, das sonst zur Blütenbildung Verwendung gefunden hätte.

Daß das oben ausführlich besprochene abnorme Dickenwachstum durchaus nicht etwa eine allen Amarantaceenblattstielen inhärente Eigenschaft darstellt, die unter günstigen Bedingungen, wie sie sich auch im Steckling vorfinden, in die Erscheinung tritt, zeigte mir das Verhalten von

3. Amarantus cruentus.

An den Blattstecklingen dieser Pflanze war nach einvierteljähriger Kultur überhaupt kein nennenswertes abnormes Wachstum zu beobachten.

B. Pflanzen mit normalem Dickenwachstum.

Wir kommen nunmehr zur Besprechung derjenigen Pflanzen, bei denen ein und dasselbe Cambium den Dickenzuwachs vermittelt. Als Einteilungsprinzip für die nun zu beschreibenden Fälle wähle ich hierbei die Anordnung der Gefäßbündel im normalen Blattstiel, wonach dieser schon von vornherein eine mehr oder minder große Ähnlichkeit mit dem histologischen Bau der Achse aufweisen kann. Andererseits kann es dem Blattstiel infolge der eigenartigen Gruppierung der Leitstränge schon von Anfang an unmöglich gemacht sein, eine — in Bezug auf die Anordnung der Gefäßbündel — dem Stamm nahe kommende Struktur anzunehmen. So ist die Bildung eines die einzelnen Bündel verbindenden Cambiumringes kaum in Fällen wie bei *Bryophyllum calycinum* zu erwarten, in dessen Blattstiel neben einem größeren, mittleren Leitstrang noch zahlreiche viel kleinere in ziemlich regelloser Anordnung vorhanden sind.

a) Es findet sich im normalen Blattstiel sowie im Stamm ein die einzelnen Bündel zusammenschließender Holzring bereits vor.

Man wird es in dieser Abteilung im allgemeinen mit Blättern zu tun haben, die eine große Spreite aufweisen, und bei denen infolgedessen obige Anordnung der leitenden und festigenden Elemente im Blattstiel aus mechanischen Gründen als besonders zweckmäßig erscheint.

4. Vitis vinifera.

Wie in Teil I kurz erwähnt, hatte die Spreite der von Lindemuth etwa fünfviertel Jahr lang kultivierten Blätter sich nicht verändert. Ganz unabhängig hiervon war aber das Dickenwachstum des Blattstiels vor sich gegangen, das sich besonders stark bei einem Stecklinge offenbarte.

Der normale Blattstiel ist, wie man aus Figur 10a ersieht, dorsiventral gebaut. Die Gefäßbündel sind in Kreisform angeordnet, und zwar wechseln größere meist mit kleineren ab. Außerhalb dieses Kreises liegen am Grunde der hügelartigen Vorsprünge auf der Oberseite des Stiels zwei weitere Bündel, neben denen in der Regel noch zwei kleinere verlaufen. Die Leitstränge besitzen auf der Seite des Hadroms anfangs nur Parenchym und Gefäße. Durch die Tätigkeit des Cambiums, das später auch interfascicular aus wenigen radialen Zellreihen bestehende, verholzende Markstrahlen, stellenweise wohl auch neue Bündel bildet, werden, wie im Stamm, außerhalb der ursprünglichen Hadromelemente weiterhin Gefäße und vor allem Libriformfasern abgespalten. Das Leptom wird auf der Außenseite von kräftigen Bastsicheln umgürtet. Ein ausgewachsener Blattstiel besitzt demnach, wie der Stamm, einen vollkommen geschlossenen Holzring. Die außerhalb desselben gelegenen kleineren Bündel sind anfangs, wie die des Kreises, collateral; ihr Fascicularcambium greift aber bald mit seinen seitlichen Enden immer weiter um den Hadromteil herum, umschließt ihn dann gänzlich und erzeugt nun im Anschluß an die Primordialgefäße ein paar Zelllagen

Libriform, auch wohl Gefäße. Wir haben somit im ausgewachsenen gewöhnlichen Blattstiel zwei kleinere Bündel und eine weit größere, zu einem Kreise verbundene Gruppe von Leitbündeln, bei denen also das Xylem durchgehends einen geschlossenen, zylindrischen Körper bildet.

In dem Lindemuthschen Stecklinge waren indessen recht erhebliche Veränderungen vor sich gegangen. Wie Figur 10 b deutlich zeigt, war der Durchmesser des Blattstiels ziemlich dreimal so groß wie der normale geworden.

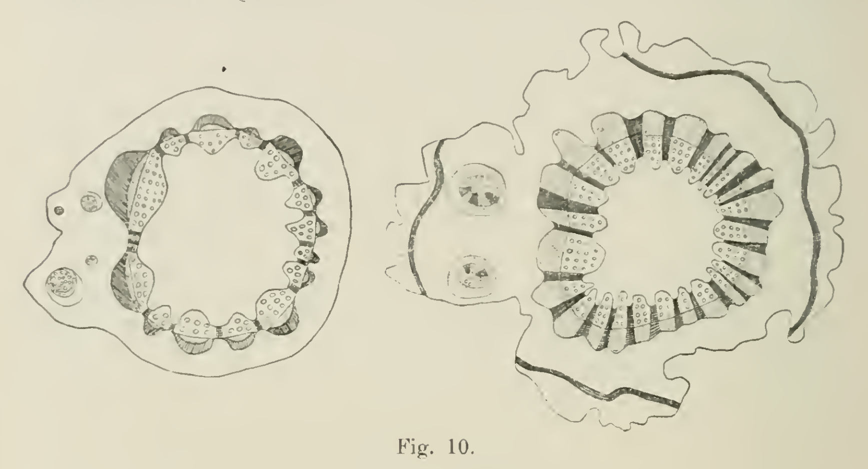


Fig. 10.

Vitis vinifera.

Querschnitt, links eines ausgewachsenen normalen Blattstiels, rechts eines Blattstiels von einem anderthalb Jahr lang kultivierten Blattsteckling. Schematisierte Darstellung.

Das Cambium des großen Gefäßbündelringes hatte das Dickenwachstum wieder aufgenommen und Xylem wie Phloem durch kräftigen Zuwachs verstärkt, so daß manche Bündel im Vergleich zu normalen die doppelte radiale Ausdehnung erlangt hatten. Auf der Seite des Xylems waren neue Gefäße, Libriform und Parenchym zu den ursprünglichen Elementen hinzugekommen. Die primären Markstrahlen waren durch neuen Zuwachs verlängert worden, aber auch sekundäre Markstrahlen waren entstanden. Der Holzkörper des Stecklings wurde so, wie das auch in der Achse der Fall ist, in zahlreiche Lamellen zerlegt. Die kleineren, außerhalb des Bündelringes gelegenen beiden Bündel waren ebenfalls in die Dicke gewachsen, auch unter Bildung breiter Markstrahlen, und hatten so über den doppelten Durchmesser gegenüber ihrer normalen Größe erreicht. Der Querschnitt des Blattstiels wies demnach drei verschiedene Holzkörper auf, einen Bau, der an die Struktur mancher Lianenstämme aus der Familie der Sapindaceen, einiger *Serjania*- und *Paullinia*-Arten, erinnerte; wie bei diesen beruht die eigentümliche Entwicklung des Blattstiels auf der Anordnung der einzelnen Bündel bei ihrer Entstehung (vgl. Solereder, 1899, S. 266).

Dieses Verhalten des Blattstiels von *Vitis vinifera* ist umso bemerkenswerter, als der Stamm der Vitaceen nach Solereder nirgends

den beschriebenen, zusammengesetzten Bau besitzt. Wir können also hier infolge einer geeigneten Kultur der Blätter die auf der eigenartigen Verteilung der Gefäßbündel beruhende Entwicklungsmöglichkeit verwirklichen, die bei den gewöhnlichen Blättern wegen ihrer zu kurzen Lebensdauer und ihrer Verbindung mit dem wachsenden Sproßsystem nicht in die Erscheinung tritt.

Besonders interessant war ferner die Peridermbildung im Steckling. Das zwischen den drei Holzkörpern gelegene Rindenparenchym sowie der größere Teil des Marks war verkorkt und machte sich schon bei der makroskopischen Betrachtung der Stielquerschnitte als eine gebräunte Grundmasse bemerkbar, in der, gleichsam wie Inseln in einem Teiche, die weißlichen Leitstränge eingebettet lagen. Neben unregelmäßig verlaufenden Teilungen war im Rindenparenchym aber auch eine durch regelrechte Phellogene bewirkte Korkentwicklung hervorgerufen worden. Wie aus der Untersuchung jüngerer Stecklinge hervorging, wurden die einzelnen Bündel anfangs von einer subepidermal entstehenden Korkmeristemzone umschlossen. In der Rinde des Lindemuthschen Stecklings bemerkt man dann an der Außengrenze eine Phellogenschicht, die wahrscheinlich innerhalb der primären Bastfasergruppen des großen Holzringes entstanden ist, aber die beiden kleineren Holzkörper noch umschließt. In der Figur ist dieses Phellogen noch stellenweise an der Peripherie des ganzen Querschnittes sichtbar. Innerhalb der sekundären Bastfasergruppen, die das Cambium, wie im Stamm, bildete, wurde schließlich ein neues Korkmeristem angelegt; auch die kleineren Bündel wiesen an der Außenkante ihres Leptoms zahlreiche, rings herumgehende, tangentiale Teilungen auf, die sich ebenfalls als Phellogenbildungen auffassen ließen, so daß also jeder der drei Holzkörper schließlich sein eigenes Phellogen besaß.

5. Parthenocissus quinquefolia.

Der normale Blattstiel besitzt einen ähnlichen Bau wie der von *Vitis vinifera*. Auch hier ist ein geschlossener Holzring vorhanden, der auf seiner Innenseite und an der Außengrenze des Leptoms mechanische Elemente aufweist. Der Blattstiel des Stecklings hatte in den zweiundeinhalb Monaten, während der er kultiviert wurde, ein beträchtliches Dickenwachstum erfahren, seine ursprüngliche, dorsiventrale Form aufgegeben und annähernd Kreisform, wie der Stamm, angenommen.

Im allgemeinen hatten die ursprünglich vorhandenen Bündel einen viel kräftigeren Zuwachs erfahren als die sie verbindenen Libriformpartien, so daß also der Holzkörper an seiner Außengrenze nicht kreisförmige Gestalt, wie der Stamm, sondern an den eigentlichen Leitsträngen vorspringende Teile besaß. Das Rindenparenchym war durch kreuz und quer verlaufende Teilungen dem Wachstum des Holzringes gefolgt und hatte so in radialer Richtung stellenweise etwa die doppelte Ausdehnung im Vergleich zur normalen erreicht. Während der gewöhnliche Blattstiel nur an vereinzelten Orten Peridermbildung aufwies, war es am Grund des Stecklings-

stieles zur Entwicklung eines durchgängigen, stellenweise aus zehn Zellschichten bestehenden Korkgewebes gekommen, das, wie im Stamm (vgl. Solereder, S. 255), subepidermaler Entstehung war.

6. Catalpa bignonioides.

Bei dieser Bignoniacee zeigt der Blattstiel, wie bei den beiden eben besprochenen Vitaceen, unter normalen Verhältnissen bereits stammähnlichen Bau. Während aber das Cambium in der Achse zu den ursprünglichen Xylemelementen weiterhin Libriformfasern und Gefäße bildet, zwischen denen sich sekundäre Markstrahlen hindurchziehen, erzeugte es im Steckling, den ich vierundeinenhalben Monat lang kultivierte, nur noch parenchymatische, verholzende Zellen; das Vorhandensein typischer, dickwandiger Libriformfasern konnte ich im abnormen sekundären Zuwachs jedenfalls nicht beobachten. Im Stamm erfolgt die Phellogenentwicklung subepidermal; im Steckling konnte dagegen von einem einheitlichen Orte der Korkmeristembildung nicht die Rede sein. Denn die als Anfangsstadien eines Periderms aufzufassenden Teilungen fanden sich nicht nur in der dritten und vierten Rindenschicht, sondern zuweilen auch unmittelbar unter der Epidermis vor.

Wir kommen nunmehr zur Besprechung der in die Gruppe b gehörigen Fälle.

b) Im normalen Blattstiel sind die Gefäßbündel isoliert, aber in Kreisform angeordnet.

Von den hier zu nennenden Pflanzen sollen diejenigen, bei denen im Stamm ein geschlossener Cambiumring vorhanden ist, in der Untergruppe α zusammengefaßt werden.

In welchem Grade bei den hierher gehörigen gesteckten Blättern eine Annäherung an die eben genannte Struktur der Achse eingetreten ist, werden wir bei jedem einzelnen Beispiel sehen.

7. Hedera helix.

Der Querschnitt des gewöhnlichen Blattstiels weist sieben im Kreise angeordnete, aber isolierte Mestombündel auf. Nach dem Stecken trat ein recht bemerkenswertes Dickenwachstum der Leitstränge ein. Es war besonders deutlich an einem von mir kultivierten Blatte wahrzunehmen, das im Vergleich zu dem in Teil I genannten Lindemuthschen Blatt merkwürdigerweise nur halb so lange gezogen worden war.

Ein Interfascicularcambium hatte die einzelnen Bündel zu einem vollständigen Holzringe zusammengeschlossen (vgl. Tafel, Figur 3 und 4). In den ursprünglichen Hadromelementen war neben einzelnen Gefäßen ein kräftiger Zuwachs von Libriformfasern gebildet worden, die normalerweise, wie oben angedeutet, im Blattstiel nicht auftreten. Auch Markstrahlen waren vom Cambium neu gebildet worden, besonders breite außerhalb der primären Markstrahlen. Das Leptom war durch neu geschaffene Elemente ebenfalls beträchtlich

verstärkt worden, unter anderem auch durch sekundäre Sekretgänge. An der Außengrenze des Siebteils hatten ursprünglich dünnwandige, prosenchymatische Zellen ihre Membranen bedeutend verdickt und so ganz das Aussehen der auch im Stengel hier gelegenen Bastfasern angenommen.

Der Blattstiel machte demnach auf seinem Querschnitt ganz den Eindruck eines Stammes. Zwar war bei ihm der in der Achse an der Markkrone gelegene Festigungsring nicht vorhanden, auch erschienen die Markstrahlen zwischen den Bündeln, die hier im Vergleich zum Stamm weniger zahlreich sind, breiter als in diesem. Ein weiteres unterscheidendes Merkmal bietet die Phellogenentwicklung dar: im Steckling erfolgt sie epidermal, im Stamm dagegen subepidermal.

In der bereits auf S. 174[18] zitierten Mitteilung Mers über einen Epheublattsteckling finden sich auch ausführliche Angaben hinsichtlich des Blattstiels vor. Der Autor konnte in dem Xylem der in die Dicke gewachsenen Bündel, die sich fast zu einem vollständigen Ring zusammengeschlossen hatten, sogar Jahresringe mit deutlichem Frühjahrs- und Herbstholz unterscheiden. Diese Differenzierung war in meinen Versuchspflanzen nicht wahrzunehmen.

8. Cissus discolor.

Der oberseits mit einer Rinne versehene normale Blattstiel läßt auf seinem Querschnitt, den Figur 5 auf beigegebener Tafel veranschaulicht, etwa zehn in Kreisform angeordnete, isolierte Bündel erkennen, die fast reines Mestom darstellen.

Der Blattstiel eines Stecklings, der vier Monate lang kultiviert worden war, hatte zwar nicht wesentlich an Umfang zugenommen, dafür bot aber das mikroskopische Bild viele Veränderungen dar (vgl. Tafel, Figur 6). Es war hier zur Bildung eines geschlossenen Cambiumringes gekommen, der, wie im Stamm, die einzelnen Bündel beträchtlich durch Parenchym, Gefäße und Libriform vergrößert und an den Interfascicularstellen breite Markstrahlen erzeugt hatte. Vor dem Leptom waren wiederum typische Bastfasern entstanden. Am Grunde des Blattstiels hatte sich ein fast rings herumgehendes, mehrschichtiges Periderm gebildet, das, wie im Stamm, subepidermaler Abkunft war. Rinde, Markstrahlen, vor allem aber das Mark waren mit riesigen, exzentrisch geschichteten Stärkekörnern angefüllt, wie man sie sonst in normalen Stielen nicht beobachtet. Wenn auch dem Blattstiel unseres Stecklings der Libriformring fehlte, der in der Achse die einzelnen Bündel früh verbindet, so hatte er doch einen dem Stamm ähnlichen Bau angenommen.

Die Verdickung der Leitstränge ließ sich bis in die Spreite hinein verfolgen.

9. Begonia metallica und 10. B. Credneri.

Dem Leptom der Gefäßbündel sind bei *Begonia metallica* nur schwach, bei *B. Credneri* dagegen stark verdickte Bastfasern vorgelagert; der Holzteil besteht nur aus leitenden Elementen: Ge-

fäßen und Parenchym. Nur vereinzelt finden sich bei *B. Credneri* in der Nähe der Cambiumzone Libriformfasern vor.

Die Blattstiele beider Arten wiesen gegen Ende der Kultur (die bei *metallica* zwei, bei *Credneri* fünf Monate betrug) in ihrer histologischen Struktur bedeutende Veränderungen auf.

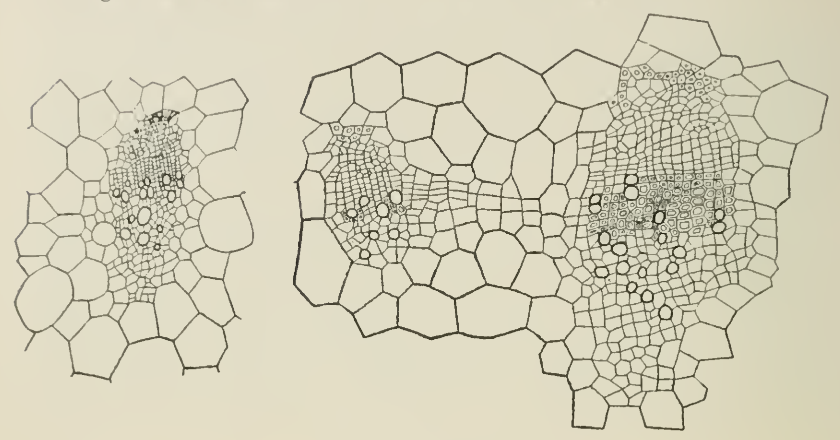


Fig. 11.

Begonia metallica.

Links Querschnitt durch ein peripherisches Gefäßbündel eines ausgewachsenen normalen Blattstiels. Rechts Querschnitt durch den Blattstiel eines Blattstecklings, zwei benachbarte Gefäßbündel zeigend.

Es war ein weiteres Dickenwachstum der Gefäßbündel eingetreten, das hinsichtlich des Zuwachses mit dem des Stammes, vor allem in der Bildung von Libriform im Xylem, übereinstimmte (vgl. Figur 11). Zwischen den einzelnen Leitsträngen waren infolge von Teilungen des primären Markstrahlparenchyms interfasciculare Verdickungszonen entstanden, die sich an die Fascicularcambien seitlich anlegten. Während aber im Stamm von der Pflanze an diesen Stellen verholzte, prosenchymatische Elemente erzeugt werden, konnte ich im Steckling hier nur die Bildung von kleinzelligem Parenchym beobachten. Doch halten sich bei *B. Credneri* die Bündel auch in tangentialer Richtung verbreitert, so daß vielleicht bei noch längerer Kultur ein geschlossener Holzring entstanden wäre.

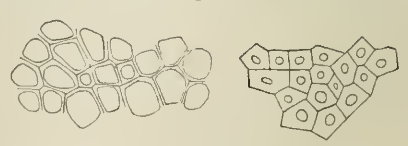


Fig. 12.

Begonia metallica.

Dem Leptom vorgelagerte mechanische Zellen im Querschnitt, links normal, rechts im Blattsteckling.

Bei *Begonia metallica* hatten die Zellen, die dem Leptom vorgelagert sind, infolge einer kräftigen Verdickung ihrer Membranen das Aussehen typischer Bastfasern erlangt, wie Figur 12 zeigt. In beiden Pflanzen war eine erhebliche Anhäufung grobkörniger Stärke eingetreten, vor allem in der Umgebung der Bündel, während sie sich in normalen Blattstielen nur in den für Schwerkraftreiz empfindlichen Statocysten vorfindet, die den Bastfasern außen

angrenzen. Den Größenunterschied zwischen normalen und abnorm großen Stärkekörnern mögen für *B. metallica* folgende Zahlenangaben verdeutlichen. Normal besaßen die Körner einen größten Durchmesser von 5—6 μ, im Steckling dagegen einen von 18 μ. Wie in den Statolithenzellen, bedeckten sie hier in einer 2—3 schichtigen Lage die untere Querwand der Parenchymelemente. Im Vergleich zum gewöhnlichen Blattstiel war im gesteckten Blatte von *Begonia metallica* eine Streckung der Parenchymzellen und an den Stellen, denen früher die Haare aufgesessen hatten, eine ausgiebige Peridermbildung zustande gekommen.

Die Untergruppe β soll die Pflanzen umfassen, bei denen im Stamm kein geschlossener Cambiumring vorhanden ist.

Als ein hierher passender Fall möge das Verhalten von

11. Begonia Rex

ausführlicher beschrieben werden.

Der normale Blattstiel besitzt dorsiventralen Bau. Auf seiner Epidermis erheben sich, wenigstens bei jüngeren Stielen, vielzellige Trichome. Die zahlreichen Gefäßbündel sind isoliert und die äußeren annähernd in Form eines Kreises gruppiert, in dessen Innern noch einige Stränge verlaufen. Ihr Holzteil besteht aus Gefäßen und Parenchym; an ihrer Außenseite liegen meist einzelne Bastfasern.

Zur näheren, mikroskopischen Untersuchung dienten mir zwei von Lindemuth gesteckte Blätter. Beide hatten nach der Bewurzelung aus der Ansatzstelle des Blattstiels auf der Spreite Sprosse getrieben, so daß der Stiel in das Verzweigungssystem der Pflanze eingeschaltet worden war, ebenso wie es Kny (vgl. Einleitung) für den von ihm untersuchten Fall angiebt. Der eine der Stecklinge wurde von mir nach knapp dreivierteljähriger, der andere nach ziemlich anderthalbjähriger Kultur mikroskopisch untersucht. Bei beiden Stecklingen hatte sich der Blattstiel äußerlich nicht besonders verändert, abgesehen davon, daß der zweite auf seiner Oberfläche am Grunde ganz mit Periderm bedeckt war.

Das Fascicularcambium hatte sein Dickenwachstum, wie das Kny bereits angiebt, fortgesetzt und so manche Leitstränge in radialer Richtung auf das Doppelte vergrößert. Namentlich war das Hadrom durch neue Gefäße mit leiterförmiger Perforation und Holzparenchym vermehrt worden. An den Interfascicularstellen wiesen die Parenchymzellen häufig, aber nicht durchgängig, tangentiale Teilungen auf, eine Erscheinung, auf die Kny auch bereits hingewiesen hat. Im Rhizom finden sich, wie in obiger Gruppenüberschrift schon ausgedrückt, derartige Teilungen nicht vor. Vielleicht läßt sich ihr Zustandekommen am besten auf folgende Art erklären: die an den Interfascicularstellen gelegenen Parenchymzellen konnten dem Wachstum der Gefäßbündel auf die Dauer nicht durch eine einfache Vergrößerung ihres Lumens folgen, sondern sich nur noch durch tangentiale Teilungen in radialer Richtung strecken. Eine Anhäufung von Assimilaten, wie ich sie z. B. bei *Iresine* beobachtet hatte, war im

Grundparenchym nicht aufgetreten, da ja wegen des Wachstums der Sprosse auf der Spreite die Bedingungen hierzu nicht gegeben waren. An den Orten, wo früher die Haare gesessen hatten, war zuerst eine Peridermentwicklung erfolgt, indem am Fuße der Trichome sich tangentiale Teilungen bildeten, die sich dann in die benachbarten Rindenpartien fortsetzten.

Ein ähnliches Verhalten wie *Begonia Rex* zeigten

12. Peperomia marmorata und 13. B. manicata.

Bei dieser *Begonie* war im gesteckten Blattstiel, wie ein Stamm, auf seiten des Xylems der Gefäßbündel Libriform gebildet worden.

Als zur Gruppe b gehörig möchte ich auch den Blattstiel von

14. Hydrangea Hortensia

betrachten. Zwar sind in ihm die Mestombündel der Mehrzahl nach nicht in einem Kreise, sondern in einer der Peripherie des Querschnitts annähernd parallel verlaufenden Kurve angeordnet.

Im Steckling hatten sich die Bündel unter beträchtlichem Dickenwachstum teilweise zusammengeschlossen. Wie im Stamm, hatte das Cambium außer neuen Gefäßen (Netztracheiden) parenchymatische Markstrahlen und Libriform gebildet. Zur Korkentwicklung war es noch nicht gekommen; doch ließen sich in den Parenchymzellen, die dem Leptom der größeren Bündel vorgelagert sind, häufig mehrfache tangentiale Teilungen beobachten. Vielleicht waren diese als Anfangsstadien eines Periderms aufzufassen. Denn auch im Stamm geht der Kork aus der unmittelbar vor dem primären Leptom gelegenen Rindenschicht hervor.

Die Gruppe c vereinige alle die Pflanzen, in deren Blattstielen die Leitstränge in einer offenen Kurve, etwa in einem Halbkreise oder einer Sichel, angeordnet sind.

Es wird demnach hier die Aussicht, im gesteckten Blatt einen geschlossenen Cambiumring zu erzielen, ziemlich gering sein.

15. Coleus hybridus.

Im Steckling hatten die normal fast aus reinem Mestom bestehenden Bündel einen bedeutenden sekundären Zuwachs erfahren und im großen und ganzen das Aussehen der im Stamm verlaufenden Stränge erlangt. Es hatten sich, von dem ursprünglich vorhandenen Hadromteil gleichsam nach dem Cambium ausstrahlend, aus Gefäßen, wenig Holzparenchym und Libriformfasern zusammengesetzte Zellgruppen gebildet, zwischen denen sich, bei den größeren Bündeln wenigstens, aus etwa drei Zellreihen bestehende sekundäre Markstrahlen hindurchzogen. Die normal nur schwach collenchymatisch verdickten Zellen, die das Leptom außen begrenzen, waren infolge einer Verdickung ihrer Membranen ganz zu Bastfasern geworden. Das primäre Markstrahlparenchym hatte sich häufig verschiedene Male hintereinander tangential geteilt, aber von einer Bildung

mechanischer Zellen, wie sie sich im Stamm interfascicular vorfinden, war im Steckling nichts zu bemerken. Das Grundparenchym wies zahlreiche unregelmäßige Teilungen auf. An mehreren Stellen ging, wie im Stamm, aus der subepidermalen Schicht Periderm hervor.

16. Plectranthus fruticosus.

Der Blattstiel zeigte nach dem Stecken im allgemeinen das gleiche Verhalten wie bei *Coleus*. Merkwürdigerweise trat hier die Bildung von Libriform nur in einigen Bündeln ein, die an den seitlichen Enden der Sichel gelegen waren, während die übrigen unter weiterer Anlegung von Gefäßen und Holzparenchym in die Dicke wuchsen. Den Größenunterschied zwischen normalen und gesteckten Stielen veranschaulicht Figur 13.

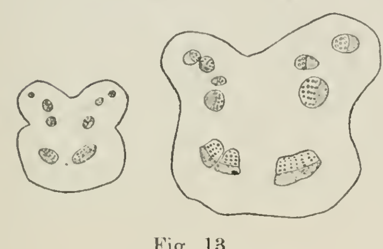


Fig. 13.

Plectranthus fruticosus.

Links normaler Blattstiel, rechts Stiel eines Blattstecklings. Querschnittsschema.

17. Aucuba japonica.

Bei dieser Cornacee waren im Blattstiel des Stecklings, der acht Monate lang kultiviert worden war, die Bündel stellenweise ganz miteinander verschmolzen. Im sekundären Zuwachs fanden sich dieselben Elemente wie im Holzring des Stammes vor, auch das normal nicht vorhandene Libriform.

Das Verhalten des Stecklings der Phytolaccacee

18. Ledenbergia rosea

liefert uns dagegen einen Beweis dafür, daß im abnormen sekundären Zuwachs der Bündel durchaus nicht immer, wie im Stamm, Libriformfasern gebildet zu werden brauchen.

In der Gruppe d wollen wir endlich die Pflanzen zusammenfassen, deren Blattstiel ein größeres Leitbündel aufweist.

19. Fuchsia hybrida.

Der Stiel eines vierundeinenhalben Monat lang als Steckling behandelten Blattes zeigte deutliches sekundäres Wachstum, das sich schon äußerlich an der Verdickung des Stiels kundgab. Er hatte auch seine ursprünglich dorsiventrale Gestalt aufgegeben und eine mehr rundliche Form erlangt (vgl. Tafel, Figur 7 und 8).

Ähnlich wie im Stamm, war es zu einer ausgiebigen Peridermentwicklung gekommen. Von der Epidermis war nichts mehr zu sehen, so daß ich in diesem Falle den Ort der Phellogenentstehung

nicht angeben kann. Das ursprünglich vorhandene bicollaterale Gefäßbündel hatte sich infolge einer Streckung der Holzparenchymzellen etwas in der Breite ausgedehnt. Das Fascicularcambium hatte zu den normal vorhandenen Hadromelementen neue Gefäße, Markstrahlen und mechanische Zellen gebildet. Zwar konnte ich bei diesen keine linksschiefen Tüpfel entdecken, trotzdem möchte ich sie aber als Libriform ansprechen. Merkwürdigerweise war das auf der Oberseite des Stieles befindliche Rindenparenchym zahlreiche tangentiale Teilungen eingegangen. Es hatte so den Anschein, als wäre bei noch längerer Kultur hier ein die oberen Enden der Holzsichel verbindendes Interfascicularcambium entstanden. Innerhalb derselben war es, wie überall im Parenchym, infolge von Teilungen zu einer bedeutenden Vermehrung der Zellen gekommen, die man auf Längsschnitten wirr neben einander liegen sah. Besondere Erwähnung verdient noch, daß hier die Parenchymzellen nachträglich ihre Membranen verdickt hatten und nun ein ähnliches Aussehen darboten wie Netzgefäße.

20. Cestrum spec. und 21. Pogostemon Patchouli.

Die Blattstiele und Blattnerven dieser beiden Pflanzen hatten auch ein beträchtliches Wachstum nach dem Stecken erfahren und ließen im allgemeinen ähnliche Veränderungen erkennen wie der Fuchsienstiel.

22. Evonymus japonica.

Es mag hier dahingestellt bleiben, ob in dem abnormen Zuwachs des Xylems auch Libriformfasern vorkamen; jedenfalls aber hatte der Blattstiel des Stecklings eine rundlichere Gestalt als vorher angenommen (s. Figur 14).

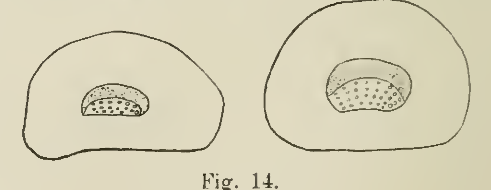


Fig. 14.
Evonymus japonica.
Links ausgewachsener normaler Blattstiel, rechts Stiel eines anderthalb Jahr lang kultivierten Blattstecklings. Querschnittsschema.

23. Episcia cupreata.

Im Blattstiel dieser Gesneracee war schon von vornherein eine Bildung von Libriformfasern nach dem Stecken nicht zu erwarten, da auch im Stamm die Leitstränge einfaches Mestom darstellen. In der Tat ließen sich im sekundären Zuwachs des mittleren, großen Gefäßbündels nur weitere Gefäße und Parenchym beobachten. Das Grundparenchym hatte ein immerhin bemerkenswertes Flächenwachstum erfahren (maximale Länge und Breite der Zellen 170:230 μ). An den Ansatzstellen der Trichome war gewöhnlich Peridermbildung erfolgt.

24. Bryophyllum calycinum.

Als Untersuchungsobjekt diente mir das schon auf S. 174[14] erwähnte Blatt, an welchem ein Sproß auf der Spreite eine Größe von 7 cm erlangt hatte.

Das mittlere, große Bündel des Blattstiels hatte sich im Vergleich zum normalen beträchtlich verdickt. Das Xylem hatte unter besonders kräftiger Bildung von Gefäßen die dreifache radiale Ausdehnung gegenüber der gewöhnlichen angenommen. Doch auch das Leptom war vermehrt worden.

Dieselben Veränderungen hatte Goebel bereits an dem Blattstiel eines Stecklings wahrnehmen können, der, wie oben mitgeteilt, sämtlicher blattbürtigen Knospen beraubt worden war (1903, S. 134).

Allgemeiner Teil.

Werfen wir einen vergleichenden Rückblick auf die im Hauptteil dieser Arbeit ausführlich beschriebenen Wachstumsvorgänge, so kommen wir zu dem Ergebnis:

Die verschiedenen Gewebeformen, die sich an dem histologischen Aufbau des ausgewachsenen Laubblattes beteiligen, sind im allgemeinen noch nicht vollkommen in den Dauerzustand übergegangen, sondern können unter geeigneten Bedingungen, wie sie sich auch in Blattstecklingen vorfinden, nachträglich mannigfache Veränderungen erfahren.

I. Infolge von Wachstumsvorgängen, die nur auf bestimmte Teile des Blattes beschränkt sind, können geradezu neue Organe gebildet werden. Ein schönes Beispiel hierfür zeigt uns das Verhalten von *Iresine* und *Achyranthes*, bei denen nach geeigneter Behandlungsweise der Grund des Blattstiels zu einem bedeutenden, normal nicht vorhandenen Polster anschwillt, und deren Blattstiele und Nerven sich mit knollenartigen Gebilden bedecken können.

II. Aber auch das Blatt, als Ganzes betrachtet, und die dasselbe zusammensetzenden Gewebeformen können sich in eigenartiger Weise umwandeln.

1. Die Epidermiszellen der Spreite nehmen bei manchen Pflanzen Dimensionen an, wie man sie normal nicht beobachtet. Mit dem Dickenwachstum der Oberhaut kann auch ein Flächenwachstum verbunden sein (*Achyranthes* z. B.); das erstere erfolgt aber bei gewissen Species auch allein *(Episcia)*. An der Epidermis der lederartigen Blätter konnte ich schließlich gar keine nennenswerten Veränderungen wahrnehmen. Auch die Stengeloberhaut kann nachträglich das Lumen ihrer Elemente erweitern.

Wie wir an *Achyranthes* sahen, besitzt der Spaltöffnungsapparat ebenfalls das Vermögen, sich noch zu vergrößern.

Bei *Peperomia marmorata* konnten wir ein abnormes sekundäres Wachstum des Wasserspeichergewebes feststellen.

2. Unter den Formen des Grundgewebes zieht das Assimilationsparenchym der Spreite besonders unsere Aufmerksamkeit auf sich. Bei *Achyranthes, Hedera, Evonymus* und *Hydrangea* machten wir die Beobachtung, daß das eigentliche Assimilationssystem, die Palisadenzellen, in der zur Blattfläche senkrechten Richtung stärker als das Schwammparenchym wachsen kann. Beim Betrachten einiger oben abgebildeter Spreitenquerschnitte gesteckter und normaler Blätter wird man unwillkürlich an die Zeichnungen erinnert, die

zahlreiche Forscher (Pick 1882, Stahl 1883, Dufour 1887, Nordhausen 1903, Haberlandt 1904 u. a.) ihren Untersuchungen über Licht- und Schattenblätter beigegeben haben. Mit anderen Worten: wir können in gesteckten Blättern dasselbe starke Wachstum des typischen Assimilationsgewebes im Vergleich zum Ableitungsgewebe beobachten wie in den noch am mütterlichen Pflanzenstock befindlichen eigentlichen Sonnenblättern gewisser Species.

Übrigens hat Mer (1886) bereits auf diese Erscheinung bei *Hedera helix* hingewiesen.

Es erhebt sich freilich die Frage, ob nicht unter günstigen Bedingungen, etwa bei besonders guter Beleuchtung, auch in den normalen Blättern der oben genannten Arten das gleiche starke Wachstum der Palisaden eintritt; ich möchte sie jedenfalls nicht ganz verneinen. So führt Mer für das Sonnenblatt des Epheus an, daß hier die Palisadenschichten fast die Hälfte des ganzen Spreitenquerschnitts einnehmen. Wie oben mitgeteilt, konnte ich eine derartige Mächtigkeit des eigentlichen Assimilationssystems selbst nicht in den *Hedera*-Blättern des Universitätsgartens feststellen, die unter günstigen Beleuchtungsverhältnissen vegetierten. Für die normalen Blätter der anderen Arten, die die genannte Erscheinung zeigten, möchte ich aber eine stärkere Ausbildung des Palisadengewebes, als ich sie beobachtete, fast für ausgeschlossen halten. Wie dem auch sei, jedenfalls besitzen wir bei gewissen Pflanzen in der Behandlung der Laubblätter als Stecklinge ein Mittel, in ihnen dieselben Wachstumserscheinungen experimentell hervorzurufen, die manche Species (z. B. *Fagus silvatica*) in ihren Sonnenblättern zeigen.

Das Grundgewebe des Blattstiels kann bei einigen Pflanzen *(Iresine, Achyranthes)* seine Zellen beträchtlich vergrößern, so beobachteten wir bei *Iresine* Rindenzellen, die dreimal so lang und breit wie gewöhnlich waren. In anderen Fällen geht das Grundparenchym wirr durcheinander verlaufende Teilungen ein *(Fuchsia)*, und seine Membranen können eine nachträgliche netzartige Verdickung erfahren. Neben anderen Gewebselementen hatte es häufig einen Funktionswechsel erlitten, indem es die ihm normal zukommende Hauptttätigkeit der Stoffleitung mit der Stärkespeicherung vertauscht hatte.

3. Das Cambium der Fibrovasalstränge gesteckter Blätter bildet im Verein mit dem Interfascicularcambium, das bei einigen Arten nachträglich entsteht, häufig dieselben Produkte wie im Stamm *(Hedera, Cissus)*. Es besteht so in Bezug auf den Verdickungsmodus bei manchen Species zwischen dem Teil der Leitstränge, der in der Achse verläuft, und dem sich von hier in das Blatt erstreckenden kein erheblicher Unterschied, wie das ja von vornherein schon zu erwarten ist. Im Blattstiel kann ein Holzkörper erzeugt werden, der normal nicht vorhanden ist und, wie in dem Stamm, außer den bereits im gewöhnlichen Bündel vorhandenen Hadromelementen Libriformfasern und sekundäre Markstrahlen aufweist.

Vor dem primären Leptom gelegene Zellen, die normal schwach verdickt und prosenchymatischer Natur sind, erfahren nicht selten

ein nachträgliches Dickenwachstum ihrer Membranen. Sie können so das Aussehen typischer Bastfasern erlangen, die sich auch im Stamm vorfinden.

Ein Blattsteckling stellt nach seiner Bewurzelung ein selbständiges Individuum dar. Wenn man nunmehr von einem Streben des Blattstiels sprechen könnte, in der neuen Pflanze die verloren gegangene Achse wiederherzustellen, so ist eben dieses Streben nur bei wenigen Arten von Erfolg gekrönt. In manchen Fällen besitzt der Stiel des Stecklings am Ende seiner Kultur sogar einen komplizierteren Bau als der Stamm *(Vitis vinifera)*. Jedenfalls möchte ich auf die genannte, rein teleologische Deutung der besprochenen Wachstumsvorgänge weiter kein Gewicht legen.

Aus den Elementen der drei nach topographischen Gesichtspunkten unterschiedenen Gewebesysteme kann ferner im Steckling Periderm entwickelt werden; das Phellogen desselben braucht aber im Orte seiner Entstehung nicht immer mit dem des Stammes übereinzustimmen.

Auf Grund unserer Untersuchungen kommen wir demnach im Gegensatz zu de Vries (vgl. den Schluß der Einleitung) zu dem Ergebnis:

In gesteckten Blättern können sehr wohl sekundäre Gewebe auftreten, die von den normalen abweichen.

Physiologische Schlußbemerkungen.

Zum Schluß möchte ich noch mit einigen Worten auf die Frage zu sprechen kommen, welche Faktoren es wohl in erster Linie sind, die in dem von der Mutterpflanze getrennten, als Steckling kultivierten Blatte die eigenartigen formativen Veränderungen auslösen. Vor allem schien es mir wünschenswert, festzustellen, ob die Gesamtheit der abnormalen Bedingungen, unter denen der Blattsteckling sich befindet, für die beschriebenen Erscheinungen notwendig war, oder ob schon eine oder einige wenige dieser Bedingungen den gleichen Effekt haben.

Die Tatsache, daß im Stiel, sogar in der Spreite *(Evonymus)* vieler Blattstecklinge eine so bedeutende Speicherung von Stärke erfolgt, brachte mich zuerst auf den Gedanken, daß die übermäßige Ernährung der Blätter die abnormen Wachtumsvorgänge ausgelöst habe. Denn die Assimilate, die in den Spreiten meiner Versuchspflanzen erzeugt wurden, fanden ja nur eine geringe Verwendung. Sie konnten nicht neuen Sprossen zu gute kommen, da, wie oben erwähnt, bei zahlreichen Arten überhaupt keine Regeneration erfolgte und bei den wenigen Pflanzen, wo diese am Grunde des Blattstiels eintrat, die Knospen sogleich wieder entfernt wurden. Die Assimilate verblieben also in dem Blatte, so daß eine abnorm reichliche Ernährung desselben ermöglicht wurde; man wird deshalb, glaube ich, mit gutem Grund die beschriebenen Erscheinungen als pathologische betrachten dürfen. Ich fragte mich nun weiter, ob eine übermäßige Ernährung des Blattes nur stattfindet, wenn man

es als Steckling behandelt, oder ob man sie auch noch unter anderen Bedingungen und im Zusammenhang damit die abnormen sekundären Wachstumserscheinungen hervorrufen kann. Zur Lösung dieses Problems unternahm ich an *Iresine*-Pflanzen mehrere Versuche. In dem einen Falle wurden der obere, jugendliche Teil der Achse und sämtliche anderen Sproßvegetationspunkte entfernt und die Bildung der Adventivknospen verhindert. Denselben Versuch hatte für *Achyranthes*, wie im Hauptteil beschrieben, Lindemuth ausgeführt. An anderen Pflanzen wurden die obere, noch wachsende, junge Achse und die Achselknospen belassen, aber an ihrer weiteren Entwicklung durch Eingipsen verhindert. Bei dieser Behandlungsweise gingen die Knospen nicht etwa zu Grunde, wodurch der ganze Versuch auf den ersteren hinausgekommen wäre. Dieses ergab sich daraus, daß von den jungen Sprossen häufig die Gipshülle gesprengt wurde und dann jedesmal erneuert werden mußte. In beiden Fällen bildeten sich nach einiger Zeit die abnorm großen und dicken Spreiten; auch in dem Blattstiel war wieder das abnormale Dickenwachstum zu bemerken. In den normalen Blättern unserer Amarantaceen treten, so möchte ich schließen, all' diese Erscheinungen nicht auf, weil die in ihnen erzeugten Assimilate sogleich wieder abgeführt werden und in den Sproßvegetationspunkten beim Bau neuer Organe Verwendung finden.

Natürlich kann ich die Frage noch nicht entscheiden, ob die übermäßige Ernährung unmittelbar als Reizursache wirkt, oder ob durch sie nur die Reaktionsfähigkeit des Blattes abgeändert wird, so daß dieses nun auf gewisse, mir noch unbekannte Reize (etwa stärkerer Turgor) in der beschriebenen Weise reagiert.

Eine in mancher Hinsicht hiermit recht ähnliche Korrelation hat Goebel (1889, S. 236) für Schlingpflanzen beschrieben, »bei denen die rasche und starke Verlängerung der Internodien eine vorübergehende oder dauernde Hemmung der Blattentwicklung bedingt«.

Die oben S. 174[40] angeführte, rein teleologische Deutung zahlreicher im Blattstiel beobachteter Tatsachen, der zufolge etwa die Pflanze im Stiel des Blattstecklings die ihr verloren gegangene Achse ihrer Strucktur nach wiederherzustellen suche, möchte ich auch auf Grund der genannten, an *Iresine* unternommenen Versuche als nicht allgemein zutreffend zurückweisen.

Was den abnormen sekundären Zuwachs der Gefäßbündel betrifft, so läßt uns hier gerade eine teleologische Erklärung, wonach die fraglichen Zuwachsprodukte als zweckmäßig für die ganze Pflanze aufzufassen wären, soweit ich sehe, häufig im Stich. In den Fällen, wo eine bedeutende Vergrößerung oder Verdickung der Spreite eintrat (z. B. *Iresine, Coleus, Peperomia*) oder eine Sprossung auf derselben erfolgte (*Begonia Rex, Bryophyllum*) können wir allerdings die Anlegung neuer leitender und festigender Elemente im Blattstiel als durchaus zweckentsprechend ansehen. Um aber ein paar Beispiele für eine entschieden unrationelle Struktur des gesteckten Blattstiels zu geben, erinnere ich nur noch einmal an die Produktion weiterer Gefäße im Stiel von *Catalpa*, die zu einer Zeit erfolgte,

wo die grünen Blätter am Stamm noch vollkommen funktionstüchtig waren. Bekanntlich hatte sich die Spreite selbst gar nicht verändert. Bei *Aucuba* ferner wurden vom Cambium, wie wir sahen, unter anderem auch Libriformfasern erzeugt, für deren Anlegung meines Erachtens ebenfalls kein Grund vorlag, da die Spreite zur Zeit der mikroskopischen Untersuchung durchaus noch nicht irgend eine größere Ausdehnung im Vergleich zu normalen erreicht hatte. Den Grund, den Küster (1903, S. 146) für die von Mer (l. c.) beobachteten Tatsachen angibt, wonach »die infolge der abnorm verlängerten Lebensdauer fortgesetzte Inanspruchnahme bestimmter Gewebeformen ihre hyperplastische Ausbildung veranlaßt hat«, möchte ich in Hinblick auf die eben genannten Vorgänge nicht als allgemein zutreffend betrachten.

Ich glaube, man kommt demnach in Bezug auf die sekundären Wachstumserscheinungen noch am weitesten mit der von mir oben gegebenen Erklärung, wonach das Blatt im Blattsteckling unter Bedingungen gerät, die ausnahmslos die fraglichen Vorgänge nach sich ziehen.

Ein ganz spezielles Ergebnis meiner Arbeit, der Hinweis auf das starke Wachstum des eigentlichen Assimilationssystems in gesteckten Blättern, wie es sich auch in den typischen Sonnenblättern mancher Pflanzen vorfindet, ist vielleicht geeignet, einen weiteren Beitrag zur Lösung des Problems zu geben, welcher Faktor es eigentlich ist, der in normalen, gut beleuchteten Blättern die genannte Erscheinung verursacht. Die heutige botanische Wissenschaft sieht bekanntlich hierin eine direkte Anpassung an die gegebene Beleuchtung; manche Autoren nehmen auch eine unmittelbare Wirkung des Lichts an. Meine Ergebnisse an Blattstecklingen legen dagegen die Vermutung nahe, daß hier eine indirekte Wirkung besteht, indem im typischen Sonnenblatt durch das Licht eine von der normalen abweichende, besonders reichliche Ernährung herbeigeführt wird, die dann einen sehr wesentlichen Faktor bei der Ausgestaltung des Blattes darstellt. Dieselbe Ansicht hat übrigens schon Mer (1883, 1886) vertreten, und Herbst (1895) hat auf die genannte Erklärung auch bereits hingewiesen. Natürlich werden nur zahlreiche weitere Versuche eine endgiltige Entscheidung der Frage herbeiführen können.

Zu einem anderen hierher gehörigen Problem, der Frage nach der Lebensdauer der Blätter, die de Vries (s. Einleitg.) 1891 auf Grund der damals bekannten Tatsachen zu entscheiden versucht hatte, glaube ich auch einen, wenn auch unbedeutenden Beitrag geben zu können. Es gelang Lindemuth und mir, Blätter von *Iresine* und *Achyranthes*, die vom Pflanzenstock getrennt und dann als Stecklinge behandelt wurden, viel länger am Leben zu erhalten, als wenn sie an der Pflanze belassen worden wären. Im Anschluß hieran möchte ich noch auf eine interessante, von Lindemuth an einer wenig zugänglichen Stelle veröffentlichte Beobachtung hinweisen. Blätter von *Vitis vinifera* hielt er noch ein volles Jahr lang am Leben, nachdem er sie im August gesteckt hatte, also zu einer Zeit, wo sie sich doch nach wenigen Monaten vom Stamm losgelöst

haben würden. Steckte er die Blätter dagegen im September, so trat überhaupt keine Bewurzelung mehr an ihnen ein, da »sie den Anstoß zum Absterben schon empfangen« hatten (1903_2, S.-A., S. 5). Es ist diese Tatsache vielleicht geeignet, bei näherem Studium weiteres Licht in das Problem des Laubfalls zu bringen.

Zusammenfassung.

1. In ausgewachsenen gesteckten Laubblättern kann ein abnormes sekundäres Dickenwachstum des Stiels und der Spreite auftreten; die *Lamina* kann auch wohl bei manchen Species nachträglich ein abnormes Flächenwachstum erfahren.

2. An manchen Stecklingen und Blättern entsproßter Pflanzen bilden sich knollenförmige Wucherungen und umfangreiche Blattpolster, also Organe, die normal nicht vorhanden sind.

3. In der verdickten Spreite von Blattstecklingen und Blättern dekapitierter Pflanzen können wir das gleiche starke Wachstum des eigentlichen Assimilationssystems, der Palisaden, im Vergleich zum Schwammparenchym beobachten, wie es sich auch in den Sonnenblättern mancher Arten vorfindet.

4. Im Blattstiel und der Spreite von Blattstecklingen können die Zellen der Epidermis und des Grundparenchyms infolge eines sekundären Flächenwachstums eine abnorme Größe erreichen. Die Membranen des Grundparenchyms können sich eigenartig verdicken und Netzstruktur annehmen.

5. In vielen Fällen kommt im Stiel des Blattstecklings eine Annäherung an die Histologie des Stammes zustande; es wird Periderm gebildet, das Cambium nimmt sein Dickenwachstum wieder auf und erzeugt dieselben Elemente wie in der Achse. Die Amarantaceen können ihre Blattstiele nach demselben anomalen Modus verdicken wie der Stamm.

6. Auf diese Art können im Blattstiel der Stecklinge sehr wohl sekundäre Gewebe gebildet werden, die im normalen nicht vorhanden sind.

7. Die Elemente mancher Gewebesysteme erleiden im Blattsteckling einen Funktionswechsel, indem sie nunmehr in ausgiebiger Weise zur Speicherung der Assimilate herangezogen werden.

8. An den Blättern zweier Amarantaceenarten lassen sich die sub 1—7 genannten Vorgänge auch hervorrufen, wenn sie am Stamm belassen werden: an Blättern von Pflanzen, die entweder, wie schon angedeutet, entsproßt oder deren Sproßvegetationspunkte eingegipst waren.

9. Zwischen den Sproßvegetationspunkten und dem Blatt besteht demnach eine Korrelation, der zufolge in normalen Blättern die beschriebenen Wachstumserscheinungen nicht auftreten, da die Sproßvegetationspunkte und die darunter befindlichen jungen Organe als Anziehungspunkte für die im Blatt erzeugten Assimilate fungieren.

10. Die Lebensdauer des Blattes läßt sich bei einigen Arten wesentlich verlängern, wenn man es vom Stamm trennt und als Steckling behandelt.

Der mikroskopische Teil vorliegender Arbeit wurde von April 1904 bis April 1905 im botanischen Institut der Universität Berlin ausgeführt. Die erforderlichen Versuchspflanzen wurden im Universitätsgarten kultiviert.

Es drängt mich, auch an dieser Stelle für die gütige Unterstützung und die mannigfachen Anregungen meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimen Regierungsrat Prof. Dr. Schwendener, sowie Herrn Privatdozenten Dr. Baur herzlich Dank zu sagen. Desgleichen bin ich Herrn Königl. Garteninspektor Lindemuth sehr verbunden, der mir längere Zeit von ihm kultivierte Pflanzen zur mikroskopischen Untersuchung freundlichst überließ.

Figurenerklärung zu Tafel X.

Iresine Lindeni.

Querschnitt durch den Blattstiel

Fig. 1 eines normalen Blattes.
Fig. 2 eines Blattes, das vom 14. September 1903 bis Anfang Juni 1904 als Steckling kultiviert wurde. Vergrößerung 18.

Hedera helix.

Querschnitt durch den Blattstiel

Fig. 3 eines normalen Blattes.
Fig. 4 eines Blattstecklings, der fast anderthalb Jahr lang kultiviert worden war. Vergrößerung 00.

Cissus discolor.

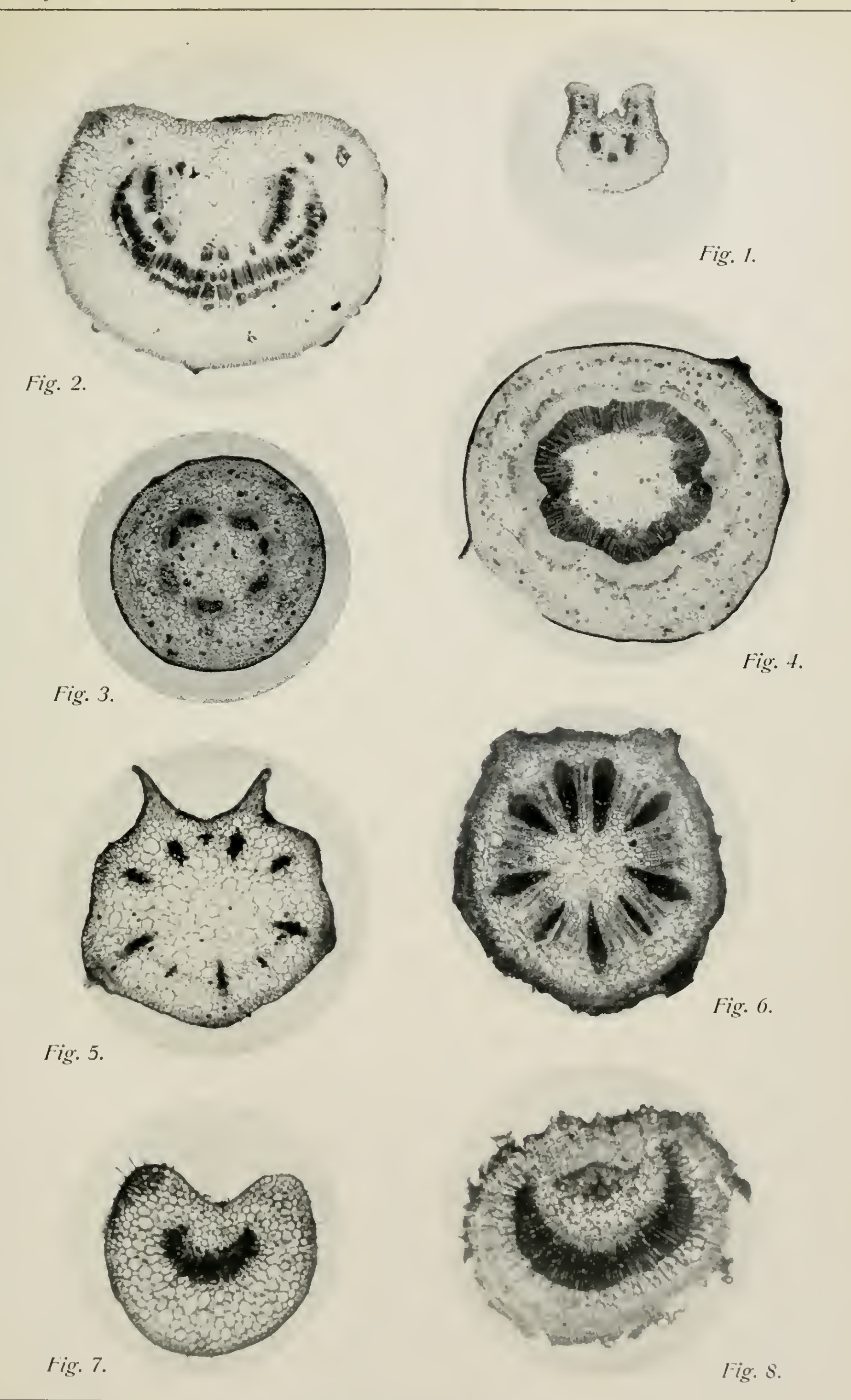
Querschnitt durch den Blattstiel

Fig. 5 eines normalen Blattes,
Fig. 6 eines Blattes, das vier Monate lang als Steckling gezogen wurde. Vergrößerung 20.

Fuchsia hybrida.

Querschnittsbild vom Blattstiel

Fig. 7 eines gewöhnlichen Blattes.
Fig. 8 eines Blattstecklings, der vierundeinenhalben Monat lang kultiviert wurde. Vergrößerung 20.


Fig. 1.
Fig. 2.
Fig. 3.
Fig. 4.
Fig. 5.
Fig. 6.
Fig. 7.
Fig. 8.

Literaturverzeichnis.

E. Beinling. Untersuchungen über die Entstehung der adventiven Wurzeln und Laubknospen an Blattstecklingen von Peperomia. (Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Bd. III. 1883. S. 25—46.)

H. Berge, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Bryophyllum calycinum. Zürich 1877. Zitiert bei de Vries.

L. Dufour, Influence de la lumière sur la forme et la structure des feuilles. (Ann. d. siences nat. Bot. 7. Série. T. 5. 1887. p. 311—413.)

Goebel. Pflanzenbiol. Schilderungen I. 1889.
Organographie der Pflanzen. 1898.
Über Regeneration im Pflanzenreich. (Biol. Zentralbl. Bd. XXII. 1902. Nr. 13 bis 17.)
Weitere Studien zur Regeneration. (Flora. Bd. 92. 1903. S. 132—146.)
Über Regeneration bei Utricularia. (Flora. Bd. 93. 1904. S. 98—126.)

Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie. 3. Aufl. 1904.

Hansen. Vergleichende Untersuchungen über Adventivbildungen bei den Pflanzen. (Abhandl., herausgeg. von d. Senckenbergischen Naturforsch. Gesellsch. Bd. XII. 1881. S. 147—198.)

Herbst. Über die Bedeutung der Reizphysiologie für die kausale Auffassung von Vorgängen in der tierischen Ontogenese. (Biol. Zentralbl. Bd. XV. 1895.)

A. Kerner von Marilaun, Pflanzenleben. 2. Aufl. Bd. 2. S. 31—39. 1898.

Klebs. Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. 1903.

Knight. in Philosophical Transactions. Part. II. p. 291. Zitiert bei de Vries. 1816.

L. Kny. Über die Einschaltung des Blattes in das Verzweigungssystem der Pflanze. (Naturwissensch. Wochenschr. Neue Folge. Bd. III. 1904. S. 370 bis 374.)

Lindemuth, 1. Vorläufige Mitteilungen über regenerative Wurzel- und Sproßbildung . . .. 2. Weitere Mitteilungen über regenerative Wurzel- und Sproßbildung. (Gartenflora. Jahrg. 52. 1903. S. 479 und 619.)
Über Größerwerden isolierter ausgewachsener Blätter nach ihrer Bewurzelung. (Ber. d. D. Bot. Gesellsch. Bd. XXII. 1904. S. 171—174.)

Mandirola. Manuale de giardineri. Vicenza 1652. Unter anderem zitiert bei de Vries.

E. Mer. in Bulletins de la Soc. Bot. de France. T. XXVI. 1879. p. 18.
Recherches sur les causes de la structure des feuilles. (Bulletins de la Soc. Bot. de France. T. XXX. 1883. p. 110—129.)
Des modifications de structure subies par une feuille de Lierre etc. (Bull. de la Soc. Bot. de France. T. XXXIII. 1886. p. 136—141.)

M. Nordhausen, Über Sonnen- und Schattenb. (Ber. d. D. Bot. Gesellsch. Bd. XXI. 1903. S. 30—45.)

Pick, Über den Einfluß des Lichtes auf die Gestalt und die Orientierung des Assimilationsgewebes. (Bot. Zentralbl. Bd. XI. 1882. Nr. 11 u. 12.)

F. Regel, Die Vermehrung der Begoniaceen. (Jenaische Zeitschr. für Naturwissensch. Bd. 10. 1876. S. 447—492.)

Solereder, Systematische Anatomie der Dicotyledonen. 1899.

Sorauer, Handbuch der Pflanzenkrankheiten. 2. Aufl. 1886.

E. Stahl. Über den Einfluß des sonnigen und schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubb. (Jenaische Zeitschr. für Naturwissensch. Bd. 16. 1883. S. 162 199.)
Van Tieghem, Sur les formations libéro-ligneuses secondaires des feuilles. (Bull. de la Soc. Bot. de France. T. XXVI. 1879. p. 16—18.)
Vöchting. Über Organbildung im Pflanzenreich. Bd. I. 1878.
Zur Physiologie der Knollengewächse. (Pringsh. Jahrb. Bd. XXXIV. 1900. S. 1—148.)
Zur experimentellen Anatomie. Nachr. von der Königl. Gesellschaft der Wissensch. zu Göttingen. Math.-phys. Klasse. Heft 5. 1902. S. 278—283.
H. de Vries. Über abnormale Entstehung sekundärer Gewebe. (Pringsh. Jahrb. Bd. XXII. 1891. S. 35—72.)
J. H. Wakker. Onderzoekingen over adventieve Knoppen. Amsterdam 1885. Zitiert bei de Vries.
H. Winkler. Über regenerative Sproßbildung auf den Blättern von Torenia asiatica L. (Ber. d. D. Bot. Gesellsch. Bd. XXI. 1903. S. 96—107.)

Die Jahreszahlen, die sich in vorliegender Abhandlung hinter den Namen der Autoren vorfinden, weisen auf die oben genannten, in dem betreffenden Jahre erschienenen Arbeiten hin.

Beihefte

zum

Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Prof. Dr. O. Uhlworm und Prof. Dr. F. G. Kohl

in Berlin in Marburg.

Band XX.

Erste Abteilung:

Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Heft 3.

1906

Verlag von C. Heinrich

Dresden-N.

Inhalt.

Die Beiträge erscheinen in zwanglosen Heften im Umfange von ca. 35 Druckbogen für jeden Band. Preis des Bandes **M. 16.—**

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen oder direkt vom Verlage C. Heinrich, Dresden-N.

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der *Scrophulariaceae.*

Von

Eduard Schmid.

Einleitung.

Die entwicklungsgeschichtliche Forschung der letzten Jahre zeigt vielfach die ausgesprochene Tendenz, nach Einrichtungen zu suchen, welche zur Ernährung der in der Phanerogamensamenknospe sich entwickelnden proembryonalen und teilweise auch embryonalen Generation dienen sollen. Es ist namentlich das Verdienst Goebel's und seiner Schule, in dieser Richtung bahnbrechend vorgegangen zu sein. Allein vielfach scheint es, als ob einzelne Autoren in ihrem Bestreben, solche „ernährungsphysiologisch" tätige Organe aufzufinden, zu weit gegangen seien. Wer die Literatur diesbezüglicher Fragen sorgfältig und ohne voreingenommen zu sein durchgeht, erhält nicht selten den Eindruck des allzu Gesuchten und Hypothetischen. Es ist fraglich, ob in all jenen Fällen, wo in der Umgebung der Eizelle oder des Embryos besonders gestaltete, auffällige Organe sich bemerkbar machen, es sich wirklich um solche, irgend eine ernährungsphysiologische Funktion ausübende Einrichtungen handle, oder ob man es nicht mit bloßen, durch die reiche Nahrungszufuhr zum Embryo und Endosperm bedingte Hypertrophieen zu tun habe. Damit ist freilich nicht gesagt, daß sie nicht auch von etwelchem Nutzen sein könnten, und würde dieser auch nur in einer größern und schnellern Nahrungsleitung bestehen. Westermaier (90) war einer der ersten, der den Antipoden eine besondere ernährungsphysiologische Funktion zuschreiben wollte, und nach ihm haben eine Menge von Forschern sich von diesem Gedanken beeinflussen lassen und den Gegenfüßlerapparat, wo er eine etwas hervortretende Entwicklung einschlägt, als im Dienste der Ernährung stehend aufgefaßt, so M. Goldflus (19), Ikeda (40), Lloyd (48), Lötscher (49), M. Oppermann (58) usw. Allein auch an gegenteiligen Angaben ist kein Mangel, und neuestens hat die Frage durch die eingehenden Untersuchungen von H. Huss (38) wieder eine Beantwortung erhalten, die gegenüber der ernährungsphysiologischen Auffassung zum

mindesten schwere Zweifel aufkommen läßt. — Treub zeigte 1879 (83), daß in gewissen Fällen der Embryoträger ebenfalls eine haustoriale Funktion annehmen könne und dann dazu diene, „d'absorber des matières nutritives". Lloyd (48) gibt für gewisse Rubiaceen an, daß Embryoträgerzellen zu großen Schläuchen auswachsen. Auch bei *Sagittaria* und *Alisma* sind durch die Untersuchungen Schaffner's (66, 67) merkwürdig vergrößerte Embryoträgerzellen mit stark hypertrophierten Kernen bekannt geworden, und nach Goebel (17) soll auch den Ribesiaceen ähnliches Verhalten zukommen. Die auffallendsten, im Dienste der Ernährung des Embryos und Endosperms stehenden Einrichtungen sind aber unzweifelhaft die Haustorien, auf die namentlich Balicka-Iwanowska (5) und Billings (8) in ihren grundlegenden Arbeiten aufmerksam gemacht haben. Ihr Vorkommen scheint kein beschränktes zu sein, wenigstens deuten, wie wir später noch sehen werden, manche Angaben in der Literatur darauf hin, daß sie in den verschiedensten und oft weit auseinander stehenden Familien auftreten können. Ob aber, wie Goebel (17) glaubt, auch dem Auswachsen der zweiten Archesportochterzelle bei vielen Loranthaceen, den in den Funiculus einwachsenden sterilen Makrosporen von *Casuarina* oder den überzähligen Embryonen der Abietineen ebenfalls haustoriale Bedeutung zukomme, scheint mir zweifelhaft. Entschieden zu weit gegangen ist es aber, wenn Balicka-Iwanowska (5) dem gegen die Eizelle wandernden primären Endospermkern gewisser Scrophulariaceen eine in Beziehung zur Eizelle stehende ernährungsphysiologische Rolle zuschreibt. Ich werde im Laufe der Untersuchung Gelegenheit haben, darauf näher einzutreten. — Arnoldi (2) hat auch für Gymnospermen Beziehungen zwischen der Eizelle und den umgebenden Schichten aufgedeckt, indem er nachwies, daß aus den Deckschichtzellen Eiweißkörper und Hofmeister'sche Körperchen in das Ei eindringen. Nach J. S. Smith (73) sollen auch die Eizellen von *Zamia* durch ihre großen Poren „haustoria-like processes" in die umgebenden „jacket cells" treiben. — Eine noch viel umstrittene Frage ist die nach der Bedeutung der sogen. „Tapetenschicht", welche den Embryosack der meisten Sympetalen, sowie einiger Archichlamydeen umhüllt und nach der Ansicht Goebel's und seiner Schüler eine „verdauende Funktion" ausüben und mit der Ernährung des Embryosacks ebenfalls in Zusammenhang stehen soll. Fast alle Arbeiten, welche sich näher mit diesem Problem abgegeben, haben sich mit der Darstellung gewisser Stadien in der Entwicklungsreihe begnügt; die vollständige Entwicklung ist jedoch meines Wissens noch nicht genauer verfolgt worden, und doch scheint mir gerade diese für die Auffassung der Rolle dieser Zellschicht von Bedeutung zu sein. Diese Lücke wenigstens für die Scrophulariaceen auszufüllen, soll ein Teil der Aufgabe der vorliegenden Arbeit sein. Es soll aber auch die Entwicklung der interessanten Haustorienbildung näher verfolgt und, gestützt auf die sich ergebenden Resultate, ein Versuch zur Lösung der Frage nach ihrer phylogenetischen Ableitung und ihrer Bedeutung gemacht werden. —

Die Familie der Scrophulariaceen wurde bereits um die Mitte des vorigen Jahrhunderts Gegenstand lebhafter Untersuchung und daran sich schließender Polemik. Namentlich waren es die Verhältnisse bei der Embryobildung, von denen zu jener Zeit des Kampfes zwischen der Schleiden-Schacht'schen Schule einerseits und Hofmeister und Tulasne anderseits die Anhänger der erstern glaubten, sie als Beweismittel für ihre Lehre verwenden zu können. Der Umstand, daß nach der Befruchtung ein langer Embryoträger, der in seinem obern Teil nicht von Endospermzellen umgeben wird, entsteht, sowie die ungefähr gleichen Dimensionen des Pollenschlauches, schienen für eine durchgehende Kontinuität zwischen dem letztern und dem Embryoträger zu sprechen (siehe Hofmeister 33). Hofmeister und Tulasne bewiesen dann in ihren klassischen Arbeiten, daß eine solche nicht existiere, sondern daß die Keimbläschen bereits vor Ankunft des Pollenschlauchs angelegt seien und eines derselben nachher zum Embryoschlauch auswachse. Hofmeister hat sich mit einer ganzen Anzahl Scrophulariaceen einläßlich abgegeben, so namentlich mit den Gattungen *Lathraea* und *Pedicularis*, und hat auch bereits eine schöne Reihe von Entwicklungsstadien klargestellt, so vor allem die Anlage des Endosperms und der Haustorien oder „Aussackungen", wie sie von Schacht genannt wurden. Auf die frühesten Stadien ist freilich weder er, noch Tulasne zurückgegangen. Letzterem gebührt auch das Verdienst, die morphologische Wertigkeit der Tapetenschicht richtig erkannt zu haben. Von spätern Untersuchungen ist diejenige Chatin's (11) zu nennen, die sich aber im allgemeinen auf eine bloße äußere Beschreibung der Samenanlagen und Samen beschränkt. Ein eingehendes Studium der Beschaffenheit der Samenschale und der Veränderungen, die mit den einzelnen Zellreihen vorgehen, verdanken wir erst Bachmann (4). Einen Versuch, die Entwicklung des Embryosackes festzustellen, machte Vesque 1878 (88); derselbe läuft jedoch, wie noch so manche andere Untersuchungen dieses Autors, auf eine vollkommen falsche Beobachtung und Deutung hinaus und der „grave erreur", den er Hofmeister vorwirft, begangen zu haben, findet sich nicht bei diesem, sondern, wie wir sehen werden, bei Vesque selber. Eine grundlegende und in vielen Beziehungen bahnbrechende Arbeit hat Balicka-Iwanoska (5) geliefert, die ihr Hauptaugenmerk auf die Bedeutung der Haustorien und der Tapetenschicht gerichtet hat. Was von weitern Untersuchungen, die zu der vorstehenden Arbeit in Beziehung stehen, etwa noch zu nennen wäre, wird im Laufe der Darstellung berücksichtigt werden.

Methodisches.

Das aus den verschiedensten Gegenden der Schweiz stammende Material zu der vorliegenden Untersuchung wurde insgesamt mit absolutem Alkohol fixiert. Die Fixierung erwies sich im allgemeinen als eine gute, doch konnte nicht vermieden werden, daß namentlich

das zarte Gewebe des jungen Endosperms oft stark kontrahiert wurde. Bei einem Teil der Pflanzen, so bei *Lathraea*, kam des weitern hinzu, daß die Objekte sich stark schwärzten und nachher nur mit Mühe einigermaßen aufgehellt werden konnten. Die Einbettung in Paraffin geschah in bekannter Weise, doch mußte statt Xylol Benzol und bei ganz jungen Stadien Chloroform verwendet werden, da ersteres sich vielfach unbrauchbar erwies. Die Dicke der Mikrotomschnitte richtete sich nach dem Alter der zu schneidenden Stadien, von 6 μ bei ganz jungen Knospen bis zu 15 μ bei Früchten. Große Schwierigkeiten bereitete die Färbung, wohl wegen besonderer Inhaltskörper des Plasmas. Am meisten gebrauchte ich Delafieldsches Hämatoxylin; doch waren z. B. in den Anthesestadien nur schwer schöne Resultate damit zu bekommen, da das Cytoplasma meist zu stark Farbstoffe speicherte und seine, sowie die Struktur der Kerne alsdann nicht mehr erkennen ließ. Nur bei Knospen und Samen ließ es sich mit Vorteil verwenden. Auch das Flemmingsche Verfahren wurde ausprobiert und ergab teilweise schöne Färbungen, abgesehen von der chromatischen Substanz, die selten violett erhalten werden konnte. Der Vorteil dieser Methode lag hauptsächlich darin, daß das Plasma sich nur schwach färben und so die Kerne deutlich hervortreten ließ. Gute Resultate wurden auch, namentlich an Schnitten durch junge Knospen, mit Methylenblau-Fuchsin (letzteres in 50% alkohol. Lösung) oder Methylenblau-Saffranin (desgleichen) mit nachherigem Entfärben in absol. Alkohol und Nelkenöl erzielt. Eine allgemeine Regel über die Dauer der Einwirkung der Farbstoffe konnte ich nicht gewinnen, die Methoden mußten sozusagen bei jeder Gattung besonders ausprobiert werden.

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen gebe ich in zwei Teilen wieder, von denen der „spezielle“ eine mehr oder weniger detaillierte Darstellung der Entwicklungsgeschichte einer jeden der untersuchten Arten enthält, während der „allgemeine“ mehr zusammenfassender Natur ist und eine Reihe von Fragen, die mir von größerem Interesse erscheinen, zu besonderer Erörterung bringen soll. Die Reihenfolge der zu besprechenden Gattungen ist die von von Wettstein im Engler'schen System aufgestellte.

Spezieller Teil.

1. Verbascum montanum Schrad.

Die anfangs als kleine Höcker an der scheidewandständigen Placenta auftretenden zahlreichen Samenanlagen zeigen alsbald die für anatrope Ovula charakteristische Krümmung, welche jedoch nicht bei allen nach der gleichen Richtung erfolgt, sondern die Samenknospen in eine ziemlich ungleichmäßige Lage bringt. Schon bevor die Umbiegung stattfindet, zeigen sich am Scheitel des Nucellushöckers 1 oder 2 subepidermale Zellen, die sich vor den anderen durch ihre Größe, umfangreichern Kern und Nucleolus, sowie durch stärker färbbares Cytoplasma auszeichnen; es sind die Archesporzellen, die bald in Ein-, bald in Zweizahl angelegt werden. Immer

aber entwickelt sich nur eine derselben weiter, indem sie sich stark zu strecken beginnt, bekleidet von einer Schicht Nucellusgewebe.

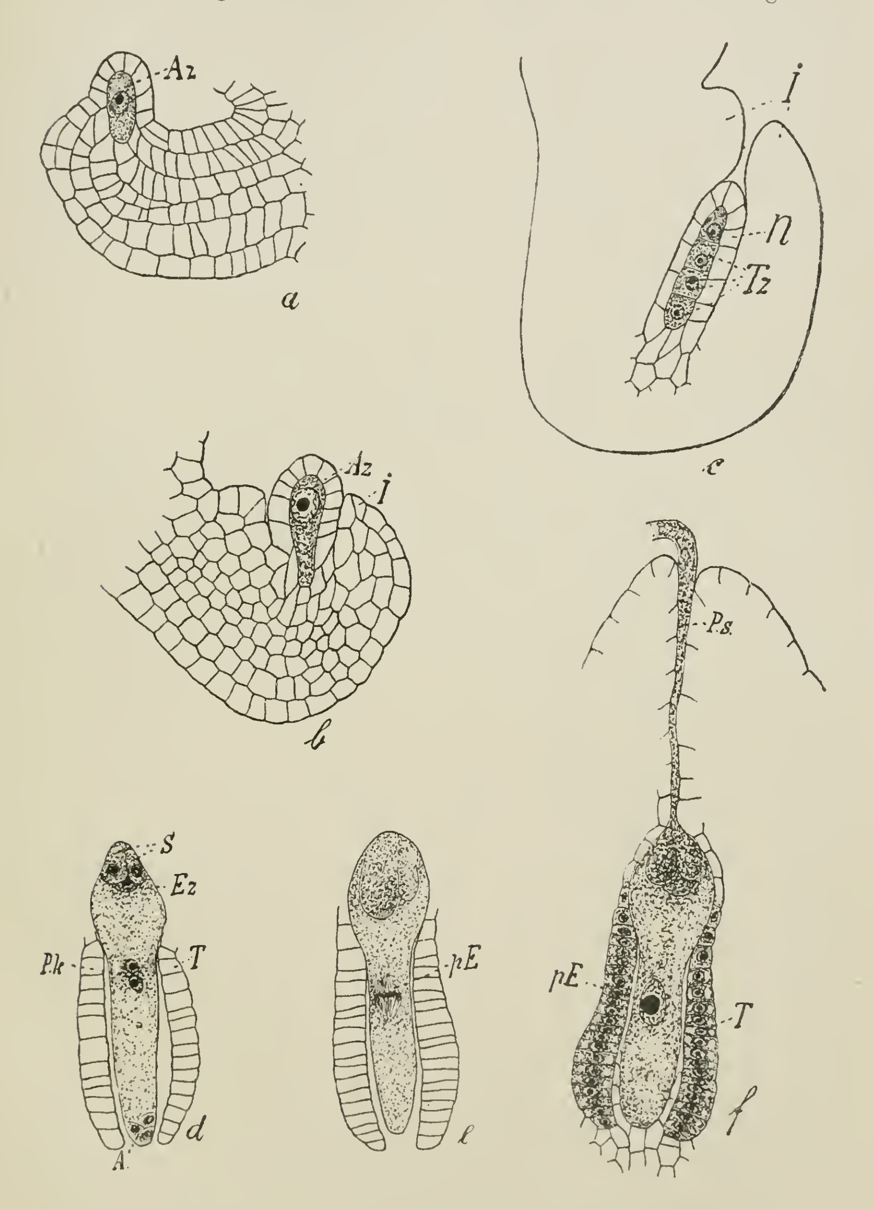


Fig. 1. a) Junge Samenanlage. — b) Samenanlage vor der Teilung der Archesporzelle. — c) Samenanlage im Tetradenstadium. — d) Embryosack bei der Polkernverschmelzung. — e) bei der ersten Teilung des prim. Endosp.-Kerns. — f) kurz nach der Befruchtung. — Vergr. 400.

Einzelne lateral gelegene Zellen derselben gliedern alsbald durch tangentiale Wände neue Zellen ab (Fig. 1a), und zwar erfolgen

diese Teilungen, soviel ich beobachten konnte, zuerst auf der äußern Seite. Nach und nach bildet sich ein Wall um den Nucellus — die Anlage des Integuments —, der rasch nach vorn wächst und den primären Wulst zu überwuchern beginnt. Noch bevor er indessen die Spitze des Nucellushöckers erreicht hat, fängt der unterdessen beträchtlich gewachsene Kern der Archesporzelle an, sich zur Teilung vorzubereiten: sein Kernfaden wird deutlich (Fig. 1b). Die zwei ersten Teilungen, deren Spindelfiguren in der Längsachse der Zelle liegen, erfolgen rasch hinter einander und sind von Zellteilungen begleitet, sodaß eine axile Reihe von 4 Tochterzellen entsteht, deren unterste zum Embryosack heranwächst (Fig. 1c). Die bei diesen Teilungen auftretende Chromosomenzahl betrug, soweit sie bei der Kleinheit der Objekte festgestellt werden konnte, 16. Wie Fig. 1, Taf. I II zeigt, sind die Chromosomen äußerst kurz und relativ dick. Während der Tetradenbildung beginnt sich das Integument an der Spitze zum Mikropylengang zu schließen und eine Strecke weit über den Nucellus hinauszuwachsen. Schon in den jüngsten Stadien des Embryosackes bemerkt man, daß die Zellen der innersten Integumentschicht, da wo sie den Nucellus begrenzen, sich von den übrigen Integumentzellen durch ihre regelmäßige Form und Anordnung, wie auch stärkern Plasmagehalt und dementsprechende intensivere Färbbarkeit deutlich abheben. Während anfangs deren nur wenige sind, können zur Zeit, da der Embryosack fertig gebildet ist, auf Längsschnitten etwa 12—15 gezählt werden (Fig. 1d); es hat also in dieser Region der Samenanlage eine ziemlich starke Teilung stattgefunden, entsprechend der Vergrößerung des Embryosackes, der nach und nach die ihn bekleidende Nucellusschicht durchbrochen, deren Zellen zerdrückt und sich vor dem Tapetum etwas erweitert hat (Fig. 1d). Die Ausbildung des Eiapparates und der Antipoden bietet nichts bemerkenswertes. Letztere sind sehr klein und bereits zur Zeit der Befruchtung nicht mehr zu sehen. Auch der Eiapparat ist nur von geringer Größe; die Eizelle überragt die beiden Synergiden, deren Kerne analog den namentlich durch Strasburger (74, 75) eruierten zahlreichen andern Beispielen, gegen die Ansatzstelle zu gelagert sind und keinen deutlichen Nucleolus erkennen lassen, nur wenig. Die beiden Polkerne, welche gegenüber den andern Embryosackkernen größere Dimensionen aufweisen, wandern gegen einander und verschmelzen in der Mitte des Sackes zum primären Endospermkern, der sich zur Zeit der Befruchtung in die Nähe des Eiapparates begibt. Das Eindringen des Pollenschlauches kann mit Leichtigkeit beobachtet werden, nicht aber der Übertritt und die Verschmelzung der Kerne, teils der schlechten Färbbarkeit des Eiapparates nach der Pollenschlauchentleerung, teils der Kleinheit der Kerne wegen. Sobald die Befruchtung vollzogen ist, wandert der primäre Endospermkern wieder in die Mitte des Embryosackes zurück und schickt sich dort sofort zur ersten Teilung an, indem er bedeutend an Größe zunimmt und dünne Chromosomen herausdifferenziert (Fig. 1f und e). Rasch nach einander entstehen zwei Querwände, welche den Embryosack in drei Etagen zerlegen, deren jede alsbald durch zwei längs verlaufende, genau rechtwinklig

auf einanderstehende Teilungsebenen in 4 Zellen zerfällt (Fig. 2a, b). Die ganze Weiterentwicklung des Endosperms erfolgt nun, wie man sich durch genaue Verfolgung der Teilungen und durch Messung der einzelnen Regionen leicht überzeugen kann, nur in der mittlern Etage, indem die 4 Zellen derselben sich zu strecken beginnen und sukzessive neue Querwände anlegen, die in benachbarten Zellen jedoch nicht in genau gleicher Höhe verlaufen. Während dessen erweitert sich der mittlere Teil des Endosperms beträchtlich, indem seine Zellen auch in der Querrichtung an Größe zunehmen, sodaß der Embryosack bald mit einer Vase oder Flasche verglichen werden kann, deren oberer Teil von den 4 Zellen der ersten der anfänglich

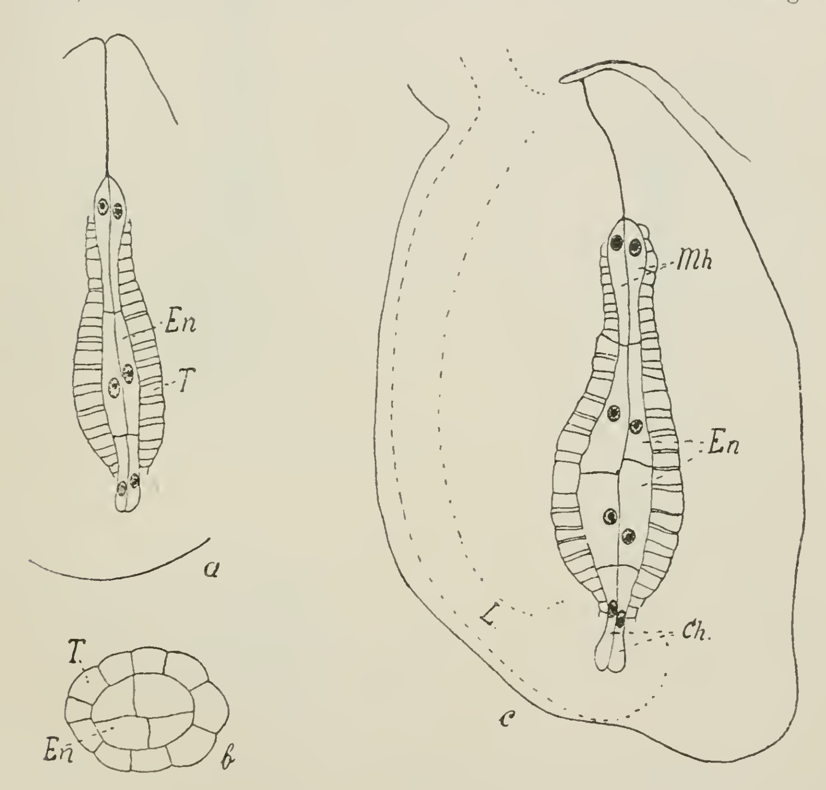


Fig. 2. a) Junges Endosperm im Längsschnitt. — b) im Querschnitt. — c) Samenanlage mit jungem Endosperm. — Vergr. 210.

in Dreizahl vorhandenen Endospermzelllagen eingenommen wird, während die 4 Zellen der dritten den Fuß zusammensetzen.

Während bis anhin das Teilungsbild ein streng regelmäßiges war, treten in der Folge die neuen Längs- und Querwände in den einzelnen Zellen zu ungleicher Zeit auf (Fig. 3b). Es findet dabei ein ebenso intensives Dicken- als Längenwachstum statt, sodaß das Endosperm zuletzt einen mehr oder weniger cylindrischen, aus polyedrischen Zellen aufgebauten Körper darstellt, von dem sich

jedoch der Hals- und Fußteil der ursprünglichen Vase streng abheben (Fig. 4a, 5a). Die 4 Zellen dieser zwei Etagen teilen sich während der ganzen Endospermentwicklung nicht weiter, erhalten aber von Anfang an ein von den übrigen Nährgewebszellen verschiedenes Aussehen, das sowohl durch ihr dichtes und stark färbbares Plasma, als auch durch ihre Form bedingt ist. Die untere Zelllage hat sich zudem gleich bei Beginn der Entwicklung etwas in das Chalazagewebe eingesenkt, ist also dem Nährstrom, der durch

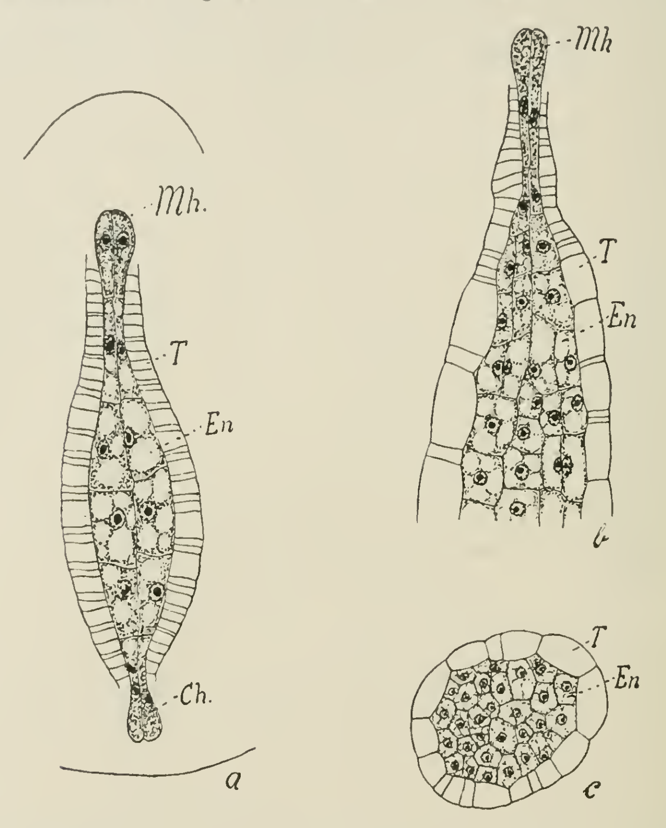
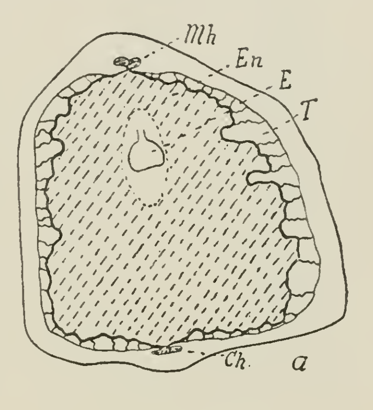


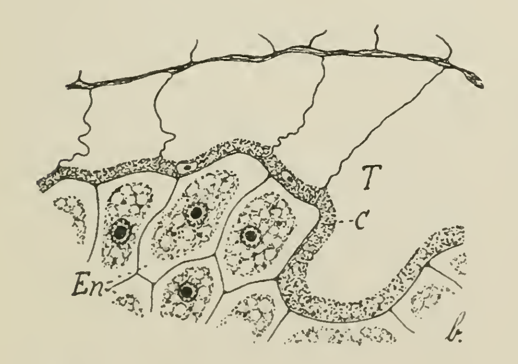
Fig. 3. a) Endosperm. — b) Mikropylpartie des Endosperms. — c) Querschnitt durch das Endosperm. — Vergr. a, b = 210; c = 70.

den Leitungsstrang des Funiculus und der Raphe in die Chalazagegend gelangt, entgegen gewachsen. Daraus, sowie aus dem Umstande, daß auch die diesen Teilen unmittelbar angrenzenden Endospermzellen ähnliche Plasmastruktur besitzen, müssen wir schließen, daß wir es hier mit typischen Haustorialzellen zu tun haben, wie solche von ganz ähnlicher Form durch die Untersuchungen Balicka-Iwanoska's auch für andere Scrophulariaceen bekannt geworden sind. Sowohl um die Chalaza-, als auch um die Mikropylhaustorialzellen kann man stärker färbbare, dichter mit Plasma erfüllte Integumentzellen bemerken, die offenbar ein „Nährgewebe"

repräsentieren, um so mehr, als sie direkt an den Leitungsstrang anschließen.

Verfolgen wir nun die Entwicklung der innersten Integumentschicht, des sogen. „Tapetums". Zur Zeit der Befruchtung können auf Längsschnitten durch die Samenanlage ca. 12—15 schmale, quer zum Embryosack gestreckte Zellen mit ziemlich dichtem plasmatischem Inhalt unterschieden werden, die sich alsbald lebhaft zu teilen beginnen, entsprechend dem Wachstum der mittlern der drei ersten Endospermetagen. Mit dieser Teilung, die jedoch in der obersten und untersten Region nicht oder fast nicht erfolgt, ist zugleich eine starke Dehnung der Zellen verbunden. Man kann nun bemerken, daß ziemlich regelmäßig isodiametrische mit plattenförmigen Zellen abwechseln und zwar derart, daß in der Regel zwischen zwei großlumigen zwei schmale Zellen liegen (Fig. 3a). Doch können auch solche Bilder angetroffen werden, wo die schmalen Zellen sich bereits so stark gestreckt haben, daß sie den großen an Ausdehnung fast nahe kommen. Dieses abwechselnde Vorkommen





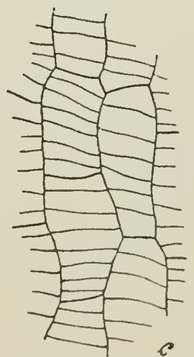
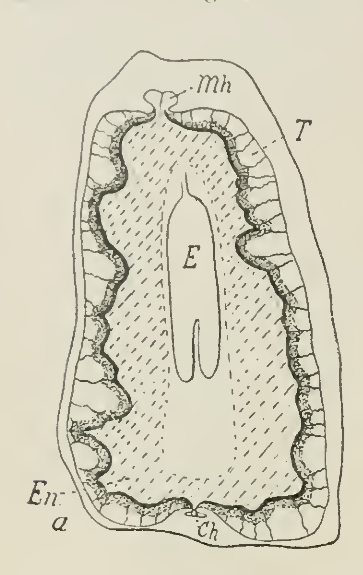


Fig. 4. a) Same. — b) Periphere Endospermpartie und Tapetenzellen mit Celluloseschicht C. — c) Epidermiszellen von der Fläche gesehen. — Vergr. a = 70; b, c = 400.

großer und kleiner Zellen ist also wahrscheinlich darauf zurückzuführen, daß neben einander befindliche Tapetenzellen sich abwechselnd teilen und strecken. Die den schmalen Hals und Fuß bekleidenden Zellen zeigen, da sie sich ja nicht weiter teilen, dieses Verhalten nicht. Die Kerne der Tapetenzellen sind in der Regel etwas größer als die der übrigen Integumentzellen, ebenso ihre Nucleolen. Während sie zur Zeit der Befruchtung, wenn die Zellen noch tafelförmig sind, in der Mitte derselben liegen und in einem deutlich abgegrenzten Plasmaband eingebettet sind, sodaß oft durch

die ganze Länge des Tapetums ein einziger Plasmastrang mit regelmäßig eingelagerten Kernen sich zu ziehen scheint (Fig. 1f), nehmen sie in gleichem Maße, als die Zellen sich vergrößern und im Zelllumen große Vacuolen auftreten, eine wandständige Lage ein. Auf Stadien, wie Fig. 3b, kann man bereits bemerken, daß die stark gedehnten, nun bald alle übrigen an Größe übertreffenden Zellen sich gegen das Endosperm auszubuchten beginnen, während die dazwischen liegenden schmalen ihre Breite langsamer verändern. Die Teilungen hören, wie man sich durch Zählen der auf Längsschnitten sichtbaren Zellen überzeugen kann, auf, und die übrigen Veränderungen erfolgen nunmehr ausschließlich durch Dehnung. Dadurch, daß Zellen der Tapetenschicht sich abwechselnd gegen das Endosperm vorwölben, also jedenfalls einen mächtigen Turgor besitzen, erhält dieses in der Folge eine mehr und mehr hervortretende hügelige Oberfläche, bei welcher die Täler in der Regel nur von einer einzigen, großen, die Hügel dagegen von mehreren kleinern Tapetenzellen bekleidet werden. Wichtige Veränderungen treten nun im Inhalt der sich immer mehr ausdehnenden Zellen der innersten Integumentschicht auf. Das Plasma bekleidet die Außen- und Seitenwände, welch letztere allmählich gefaltet werden, nur noch als schmale Schicht, während es auf den Innenwänden deutlicher hervortritt und diese als kontinuierlicher Überzug bedeckt. Dabei verändert sich seine Struktur allmählich; es wird körniger und nimmt auch andere chemische Beschaffenheit an, wie schon die Färbungen mit Hämatoxylin zeigen. In einer hellviolett sich färbenden Grundmasse können deutlich dunklere Körner wahrgenommen werden, die an Zahl immer mehr zunehmen und so ein Dickerwerden der ursprünglichen Plasmaschicht bedingen; denn daß wir es nun nicht mehr mit einer Plasmaschicht zu tun haben, geht aus den Reaktionen mit J + H_2 SO^4 und Chlorzinkjod unmittelbar hervor: es ist eine typische Umwandlung von Protoplasma in Cellulose erfolgt (Fig. 4b, 5a und b). — Auch der Kern geht bemerkenswerte Umwandlungen ein. Während er anfangs von ziemlicher Größe und



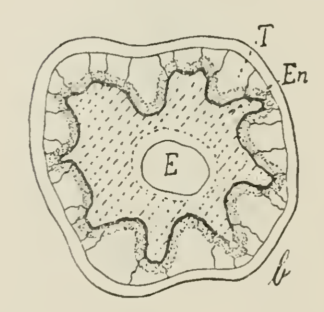


Fig. 5. a) Same im Längsschnitt. — b) im Querschnitt. — Vergr. 70.

sehr chromatinreich war und einen großen Nucleolus enthielt, nimmt sein Chromatingehalt im letzten Stadium der Tapetenzellen stark ab, und der Nucleolus wird zu einem kleinen, sich dunkel färbenden Kügelchen. Schließlich wandert alles noch vorhandene Chromatin gegen die Peripherie, sodaß das Innere des Kerns vollständig leer erscheint.

Das Integument besteht zur Zeit der Befruchtung aus ca. 8 Schichten, deren parenchymatische Zellen nach und nach plasmaleer werden, ausgenommen die Zellen der beiden „Nährgewebe“. Mit dem fortschreitenden Wachstum des Endosperms werden die dem Tapetum unmittelbar angrenzenden Schichten mehr und mehr zusammengedrückt. Diesem Schicksal fällt schließlich das ganze zwischen Tapetum und Epidermis liegende Gewebe anheim. Nur die Epidermis erhält sich noch, da ihre Zellen mehr oder weniger parallel verlaufende Verdickungsleisten anlegen (Fig. 4c). Die Schale des reifen Samens besteht aus 3 deutlich unterscheidbaren Teilen: 1. aus der stark aufgetriebenen Tapetenschicht, deren radiale Wände jedoch nach und nach teilweise zusammengedrückt worden sind, mit der durch Umwandlung aus dem Plasma entstandenen, einen dicken, kontinuierlichen Mantel bildenden Celluloseschicht; 2. aus einer Lage vom „Zwischengewebe“ herstammender Zellmembranen und 3. aus der mit Membranverdickungen versehenen Epidermis. Dazu kommen aber noch die als mechanisches Gewebe funktionierenden äußersten Schichten des Endosperms, dessen Membranen sich allmählich verdickt haben. Namentlich die Endospermepidermis zeigt eine deutlich geschichtete starke Außenmembran, indes die zentral gelegenen Endospermzellen nur schwache Verdickungen aufweisen, da sich die resorbierende Tätigkeit des heranwachsenden Embryos mehr und mehr geltend macht. Auf diesen ältern Stadien treten auch zahlreiche Einschlüsse von Stärke und Aleuron im Endosperm auf. Beachtenswert ist das abweichende Aussehen der Zellen an den Stellen, wo der Nährstrom in das Gewebe eintritt, d. h. da, wo sie an die Haustorien stoßen. Sie stehen hier den übrigen Endospermzellen an Größe und Vacuolenreichtum bedeutend nach, sind dafür mit dichtem, stark färbbarem Plasma erfüllt. Um den normal entwickelten Embryo sind die Nährgewebszellen in Auflösung begriffen.

2. Verbascum nigrum L.

Die Entwicklung von *Verbascum nigrum* zeigt gegenüber *V. montanum* nur geringe Abweichungen. Auch hier geht der Embryosack aus einer subepidermalen Zelle hervor, welche durch succedane Teilung in 4 Tochterzellen zerfällt, deren unterste zum Embryosack auswächst. Die bei den atypischen Kernteilungen auftretenden Teilungsfiguren sind so klein (Fig. 6a), daß eine Zählung der Chromosomen nicht vorgenommen werden konnte. Der fertige Embryosack stimmt in seiner Form und Größe stark mit der vorhergehenden Art überein (Fig. 6b). Der durch Verschmelzung der beiden Polkerne entstandene primäre Endospermkern legt sich vor

Ankunft des Pollenschlauches dem Eiapparat an, um nach vollzogener Befruchtung wieder in die Mitte des Embryosackes zurückzukehren. Die Synergidenkerne sind gegen die Basis zu gelagert,

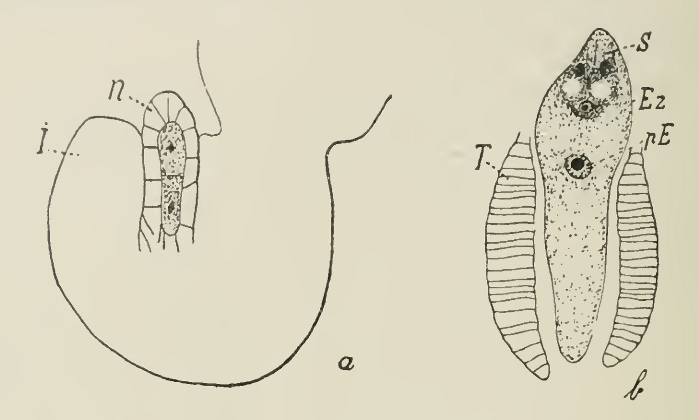


Fig. 6. a) Samenanlage mit Archesporzelle bei der zweiten Teilung. — b) Embryosack vor der Befruchtung. — Vergr. 400.

indes der Eikern die Spitze der Eizelle einnimmt. Antipoden konnte ich beobachten; doch erreichen sie weder hier, noch bei *V. montanum* solche Größe, wie sie Buscalioni (9) für *V. phlomoides*

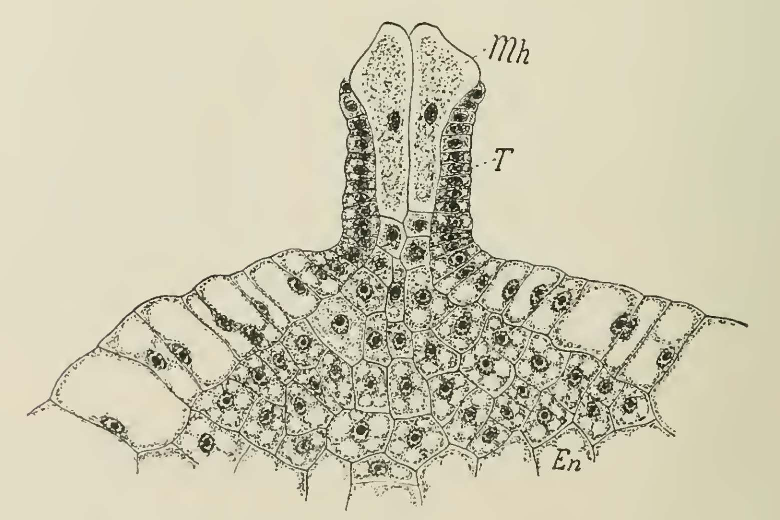


Fig. 7. Mikropylpartie des Endosperms mit Haustorien und Tapetum. — Vergr. 400.

abbildet, und sind immer schwer von den angrenzenden Nucelluszellen zu unterscheiden, verschwinden auch früh. Auf die erste Teilung des primären Endospermkerns, die wiederum von einer Zellteilung gefolgt ist, die den Embryosack in eine obere und eine

untere Hälfte zerlegt, folgen meistens zwei Längsteilungen und erst nach diesen wieder Querwände, welche oben und unten die 4 charakteristischen Haustorialzellen abgliedern. Des Weiteren entwickeln sich wieder nur die beiden mittlern Etagen zum eigentlichen Endosperm, indem sie sich zu strecken beginnen und neue Querwände anlegen, sich auch in die Breite dehnen, wodurch der Embryosack die typische Vasenform erhält. Die Tapetenzellen entfalten nach der Befruchtung eine lebhafte Teilungstätigkeit; ihre Kerne liegen anfänglich wie bei *V. montanum* in einem in der Längsrichtung verlaufenden Plasmaband, zu dessen Seiten Vacuolen sich finden, die mit dem Dehnen der Zellen an Größe zunehmen und das Plasma mit dem Kern schließlich auf einen Wandbeleg zurückdrängen. Die Teilungen erfolgen abwechselnd in benachbarten Zellen, sodaß ganz gleiche Bilder zu stande kommen, wie bei *V. montanum*; doch schien es, daß einzelne Zellen früher ihre

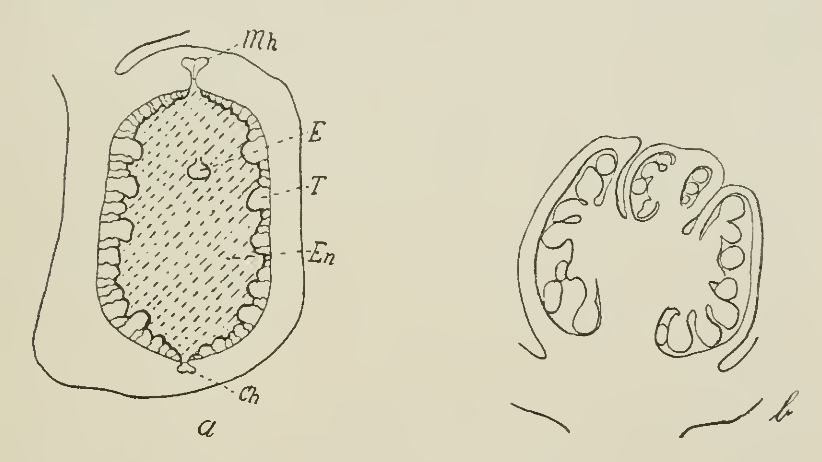


Fig. 8. a) Samen. Vergr. 70. — b) Abnormale Ausbildung eines Fruchtknotens. Vergr. 15.

Teilungsfähigkeit einbüßen, als andere. Hand in Hand mit der Vergrößerung der Tapetenzellen und dem stärkern Vorwölben einzelner derselben geht die hügelige Ausbildung des Endosperms, das zu einem massigen Körper heranwächst, dessen innerste Zellen jedoch früh vom vorwachsenden Embryo resorbiert werden. In der Nähe der mit dichtem, stark tingierbarem Inhalt erfüllten Haustorialzellen zeigt das Endospermgewebe kleinere, aber plasmareichere Zellen. Mit der Reife des Samens wird Stärke und Aleuron im Nährgewebe gespeichert. — An seiner Innenseite bildet das Tapetum die typische Celluloseschicht aus, indem das Plasma eine körnige Struktur annimmt und sich in Cellulose verwandelt. Doch erreicht die Schicht nicht solche Mächtigkeit, wie bei *V. montanum*.

Ein Fall von eigentümlicher Bildung der Fruchtblätter mag noch erwähnt werden (Fig. 8b). Dieselben haben sich oben einwärts gestülpt und einen zweiten, kleinern Fruchtknoten gebildet, der ca. 12 nicht bis zu voller Entwicklung gelangte Samenanlagen

enthält, indes die in dem vom untern Teil der Fruchtblätter gebildeten Ovarium gelegenen Samenanlagen bereits befruchtet sind und ein etwa 16 zelliges Endosperm enthalten. Wodurch diese merkwürdige Bildung verursacht wurde, kann nicht entschieden werden. —

Die Entwicklungsgeschichte der Gattung *Verbascum* ist bereits von Warming (89) und Bachmann (4) in Angriff genommen worden. Ersterer untersuchte *V. phoeniceum* und fand auch richtig, daß der Embryosack aus einer subepidermalen Zelle hervorgehe. Wenn er jedoch sagt (S. 208): „C'est cette cellule unique (nämlich die Archesporzelle) qui soulève peu à peu l'épiderme et constitue tout le nucelle", so kann ich ihm nicht beipflichten, da als Nucellus der ganze Gewebehöcker, der die Achesporzelle (resp. Archesporzellen) liefert, aufgefaßt werden muß. Warming beobachtete auch die Teilung der Archesporzelle, gibt jedoch noch keine bestimmte Zahl der Tochterzellen an. Bachmann hat in sehr eingehender Weise die Entwicklung der Samenschale einiger Verbascumarten verfolgt und ist meines Wissens der erste, der die interessante Umwandlung der Tapetenschicht beobachtet hat, obschon auch er nicht alle Punkte klarlegen konnte, namentlich was die Bildung der Celluloseschicht betrifft. Zwar hatte schon Chatin (11) *V. thapsus* untersucht, die eigenartige Entwicklung des Tapetums ist ihm aber entgangen. Bachmann beschreibt die Celluloseschicht wie folgt (S. 25): „Weit entfernt, homogen zu sein, besitzt sie ein so originelles Aussehen, daß sie kaum mit etwas anderem verglichen werden kann; selbst unter ziemlich hoher Vergrößerung bekommt man nur den Eindruck einer äußerst feinen Punktierung, bestehend in unzähligen kleinen, braunen Punkten, welche, dicht neben einander stehend, mit hellern abwechseln." Er erwähnt ferner, daß diese Punkte am Rande in Linien übergingen, welche Einschnürungen, Anschwellungen und Verzweigungen zeigten, was ich jedoch nicht bestätigen kann, da die von mir untersuchten Arten stets eine homogene, dichte Masse aufwiesen, die nur gegen das Zelllumen hin lockerer wird und allmählich in Plasma übergeht, solange solches überhaupt noch vorhanden ist; denn in spätern Stadien ist meist alles Plasma der Innenwand in Cellulose verwandelt. Buscalioni (9) hat den Vorgang der Umwandlung von Plasma in Cellulose in den Tapetenzellen von *V. phoeniceum* einer sehr genauen Untersuchung unterworfen, deren Einzelheiten aber von meinen Befunden teilweise abweichen. Trotz eingehendster Betrachtung mit der stärksten mir zur Verfügung stehenden Vergrößerung,[1]) gelang es mir nicht, eine solche Zusammensetzung der Schicht herauszufinden, wie sie Buscalioni für gewisse Stadien angibt, wenn er sagt (9, S. 20—21): „In contatto coll'albume vi ha una membrana fondamentale esile e priva di struttura; succede a questo lo strato dei granuli regolarmente disposti e dei reticoli trasformati; di poi noi incontriama lo mucilaginoso plasmico pure a struttura reticolare, e finalmento vi ha lo strato dei grumi plasmici che limitano la cavità centrale." Buscalioni hebt auch, im Gegensatz zu Bachmann, besonders

[1]) Zeiß, homog. Immers. 2 mm Apert. 1,30.

hervor, daß keine Cuticula vorhanden sei, was ich des bestimmtesten widerlegen muß, da eine solche schon vor der Bildung der Celluloseschicht nachgewiesen werden kann. Sodann konnte ich nie Bilder antreffen, wie sie seine Figur 14 und 15 wiedergeben, namentlich, was die Größe und Anordnung der Körner des innern Teils der Schicht anbetrifft. Auch kann nicht ein Teil der Celluloseschicht einfach als Abdruck des Plasmanetzes aufgefaßt werden, da dieses während der ganzen Entstehung der Schicht seine Lage fortwährend verändert. Anfänglich bemerkt man nur einen ganz dünnen Wandbelag, dann beginnen Cellulosekörner aufzutreten, die allmählich an Zahl zunehmen und so die Schicht fortwährend dicker werden lassen. Während des ganzen Vorgangs bleibt das Plasma, das allerdings zum Teil netzige Struktur zeigt, gegen die Vacuole zu gelagert, sodaß beständig ein allmähliches Übergehen von der Plasmaschicht in die Celluloseschicht bemerkt werden kann. Es steht ohne Zweifel fest, daß die Cellulosekörner ihren Ursprung im Plasma nehmen und der Membran fortwährend angelagert werden und zwar vermute ich, daß dabei der Plasmabeleg der übrigen Wände nach und nach gegen die Innenwand wandert und dort die Microsomen in Cellulosekörner verwandelt werden; denn daß eine Ablagerung vom Endosperm her erfolge, muß wohl beim Vorhandensein einer Cuticula von vornherein ausgeschlossen werden. Hingegen scheint mir wahrscheinlich, daß zum Aufbau der Schicht außer dem Plasma auch Stoffe der Vacuole verwendet werden, da ersteres allein kaum ausreichen würde. Bei *V. montanum* kann man beobachten, daß während des ganzen Vorgangs das Plasma der radialen und Außenwände mehr und mehr verschwindet und schließlich nur noch als ganz dünne, wenige Körner aufweisende Schicht nachgewiesen werden kann, während bei *V. nigrum*, wo die Celluloseschicht, soweit ich sie verfolgen konnte, bedeutend geringere Mächtigkeit erlangt, die Seitenwände einen relativ breiten Plasmabeleg aufweisen, der indes nie Cellulosecharakter zeigt, entgegen den Angaben Buscalionis, nach welchen $^3/_4$ der Seitenwände von Cellulosekörnern bedeckt sein sollen. Wohl aber kann man stets die Seitenwände als solche durch die Celluloseschicht hindurch bis zur Innenwand verfolgen. Sie zeigen zwar keine Verdickungen, wie Bachmann glaubte, der sie als mehr oder weniger breite Streifen beobachtet haben will.

3. Linaria vulgaris Mill.

Eine am Scheitel des Nucellushöckers gelegene subepidermale Zelle zeichnet sich früh vor den andern durch Größe und Plasmagehalt aus (Fig. 9a) und beginnt sich zu teilen, sobald das Integument die Spitze des Nucellus erreicht hat. Von den 4 Tetradenzellen wächst die hinterste zum Embryosack heran, der im ausgewachsenen Zustand unten meist leicht gegen den Leitungsstrang gekrümmt ist. Die Polkerne vereinigen sich ziemlich früh in der Mitte des Sackes. Ob Antipoden angelegt werden, konnte nicht entschieden werden; zur Zeit der Befruchtung sind sie wenigstens nicht mehr sichtbar. Kurz vor Ankunft des Pollenschlauches

begibt sich der primäre Endospermkern in die Nähe des Eiapparates. Daß eine „Doppelbefruchtung" vorkomme, konnte mit Sicherheit konstatiert werden. Da sich jedoch der Eiapparat nach der Entleerung des Pollenschlauches meist stark färbt, ist eine genauere Beobachtung des Vorgangs der Kernverschmelzung in der Eizelle unmöglich. In einem Falle konnte die Vereinigung mit dem primären Endospermkern schön verfolgt werden. Wie Fig. 32 Taf. III zeigt,

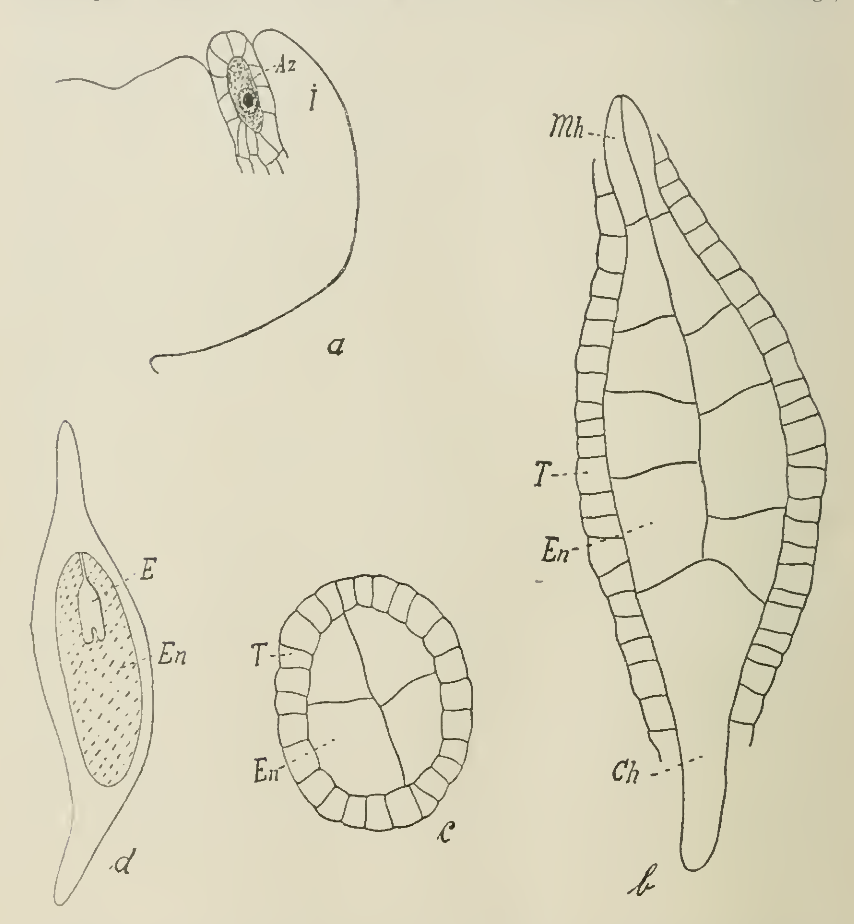


Fig. 9. a) Junge Samenanlage mit Archesporzelle. — b) Junges Endosperm im Längsschnitt. — c) Im Querschnitt. — d) Same. — Vergr. a. b, c = 400; d = 40.

ist der Spermakern leicht gekrümmt und liegt dem primären Endospermkern, der sich bereits eine Strecke weit vom Eiapparat entfernt hat, auf der Oberseite an; seine Struktur ist keine kompakte mehr, wahrscheinlich hat er sich bereits etwas vergrößert. Die erste Teilung zerlegt den Embryosack in zwei Hälften, von denen sich nur die obere zum Endosperm entwickelt, während in der untern zwar noch eine Kern-, aber keine Zellteilung mehr er-

folgt. Durch Teilung, Dehnung und intensive Streckung des obern Teils des Embryosackes entstehen rasch 4 Reihen von großen Endospermzellen (Fig. 9b, c), die sich zunächst nur durch neue Querwände vermehren, später erfolgt das Wachstum auch in die Breite, so daß schließlich ein ovoider, kompakter Nährgewebekörper hervorgeht. Die Zellen desselben enthalten, wie schon Doppelfärbungen mit Hämatoxylin-Eosin schön zeigen, zahlreiche Reserveeinschlüsse. Zu einer Zeit, da der Embryo kurze Cotyledonen gebildet hat, kann man sowohl Stärke, als auch Proteïnkörner nachweisen, die in den einzelnen Partieen verschieden verteilt sind; in den Zellen in der Nähe des Embryo — unmittelbar um den Keimling sind die Nährgewebszellen aufgelöst — können keine Speicherstoffe mehr nachgewiesen werden, da sie vom heranwachsenden Embryo bereits aufgezehrt sind; etwas weiter entfernt tritt nur Stärke auf; dann folgen Zellen mit 1—2 großen Eiweißkristallen, die zum Teil zusammengesetzt erscheinen, zum Teil sechseckige oder rhombische Tafeln darstellen und denen sich nach außen allmählich Proteïnkörner hinzugesellen; zu äußerst finden sich nur noch solche, vermischt mit zahlreichen kleinen Stärkekörnern.

Schon früh zeigt die innerste Schicht des Integuments eine von den übrigen abweichende Bildung, indem ihre Zellen da, wo sie den Nucellus, solange dieser erhalten bleibt, und später den Embryosack bekleiden, nicht nur regelmäßiger geformt, sondern auch bedeutend plasmareicher sind. Die Zahl derselben nimmt mit dem Wachstum des Embryosackes beständig zu, besonders rasch nach der Befruchtung. Sie bekleiden das ganze Endosperm, ausgenommen eine kurze Strecke des Mikropyleteils und eine etwas längere der zellenleeren Chalazapartie. Nach innen sind sie durch eine deutliche Cuticula vom Endosperm getrennt. Während der ganzen Entwicklung verändern sie ihre Größe kaum merklich, sie bleiben auch bis zu dem Zeitpunkte, da sie zusammengedrückt werden, stets prall mit Plasma erfüllt und heben sich dadurch scharf von den weiter gegen die Peripherie gelegenen, zu Beginn der Endospermbildung schon ziemlich leer erscheinenden Integumentzellen ab. Nur die unmittelbar an sie grenzenden Zellen des Zwischengewebes lassen, wenigstens eine Zeit lang, ähnliche Eigenschaften erkennen, teilen sich auch ziemlich lebhaft mit dem Tapetum und Endosperm, während die entferntern nur wenig durch Teilung, mehr durch Streckung dem Wachstum Folge leisten. Die Samenknospe beginnt allmählich ihre Gestalt in charakteristischer Weise zu verändern, indem ihr Wachstum von einem gewissen Zeitpunkte an fast ausschließlich in der durch die Raphe und den Embryosack gehenden Ebene sich vollzieht, sodaß das Integument nach diesen Richtungen zu breiten Flügeln auswächst. Die Samen erhalten so ein flach zusammengedrücktes Aussehen. Die einzelnen Wachstumsvorgänge sind von Bachmann (4) in sehr ausführlicher Art beschrieben worden, sodaß ich hier nicht näher darauf einzutreten brauche; nur die Gestaltung der Epidermis möge noch erwähnt werden. Während ein Teil des Zwischengewebes allmählich zerdrückt wird, erhält sich die Epidermis und verdickt ihre Wände

stark. Doch kann schon an mit Hämatoxylin gefärbten Präparaten ein verschiedenes Verhalten der einzelnen Wände wahrgenommen werden: die Außenwände sind überall gleichmäßig verdickt und färben sich schön violett, indes die Innenwände und teilweise auch die radialen keinen Farbstoff speichern, stark lichtbrechend erscheinen und von großen Tüpfeln durchsetzt sind. Reaktionen lassen deutlich erkennen, daß dieser Teil der Zellwände verholzt ist. Sie bilden so eine wirksame Schutzschicht um den Samen.

Wir haben gesehen, daß die durch die erste Querwand abgetrennte untere Partie des Embryosackes sich nicht weiter teilt, wohl aber zwei Kerne enthält. Sie beginnt alsbald sich eine Strecke weit in das Chalazagewebe einzusenken, wobei ihr Plasmagehalt bedeutend zunimmt. Wir haben es also mit einem typischen Haustorium zu tun, das dem von der Raphe und Chalaza herzufließenden Nährstrom entgegenwächst. Eine ähnliche Rolle spielen die obersten Endospermzellen, die sich bald von den übrigen Zellen des Nährgewebes durch ihren Plasmagehalt und die dadurch bedingte stärkere Färbbarkeit unterscheiden, also auch als Haustorialzellen aufgefaßt werden können.

4. Linaria alpina (L.) Mill.

Linaria alpina gehört, wie *L. vulgaris,* zu den geflügelte Samen erzeugenden *Linaria*arten und stimmt auch in der Entwicklung ganz mit jener überein. Der aus der untersten von 4 Archesportochterzellen hervorgehende Embryosack zeigt regelmäßig gestreckte Gestalt und ist schon vor der Befruchtung mit Stärke erfüllt. Fig. 10a und b lassen sein Wachstum in der mittlern Zone deutlich erkennen. Der durch Verschmelzung der Polkerne entstandene primäre Endospermkern, der anfänglich in der Mitte des Sackes liegt, schmiegt sich zur Zeit der Befruchtung dem Eiapparat, dessen Zellen und Kerne die bei der Mehrzahl der Angiospermen übliche Lage einnehmen, dicht an, um nachher wieder zurückzuwandern und die erste Teilung einzugehen. Antipoden sind in Dreizahl vorhanden und können, wenn die Polkerne sich vereinigen, noch deutlich wahrgenommen werden (Fig. 10b), sind indes bei der Ankunft des Pollenschlauches meist schon verschwunden. Balicka-Iwanowska (5) gibt auch für *L. cymbalaria* das Vorhandensein von Gegenfüßlerzellen an; sie sollen dort aber bis zur vollständigen Bildung des Haustoriums sichtbar sein. — Nach der ersten Teilung des primären Endospermkerns senkt sich der untere Teil des Embryosackes, der nur noch eine Kern-, jedoch keine Zellteilung mehr eingeht, ziemlich beträchtlich in das Chalazagewebe ein und beginnt, wie bei *L. vulgaris* als Haustorium zu funktionieren. Seine zwei Kerne liegen stets in dichtem, stark färbbarem Plasma und nehmen nach und nach beträchtlich an Größe zu (Fig. 11). In spätern Stadien erscheint ihre chromatische Substanz wie in einer hellern Flüßigkeit eingebettet und fein zerteilt.

Auch hier wird nur die obere der zwei ersten Endospermzellen (Fig. 10c) zum Nährgewebe. Es werden zunächst zwei Längswände, die sich unter rechten Winkeln schneiden, hierauf in jeder der so

entstandenen 4 Zellen wieder Querwände angelegt, sodaß mehrere Etagen aus je 4 Zellen zustande kommen (Fig. 10d). Dann beginnen sich die in der Mitte des spindelförmigen jungen Endosperms gelegenen Zellen durch parallel verlaufende Wände längs zu teilen,

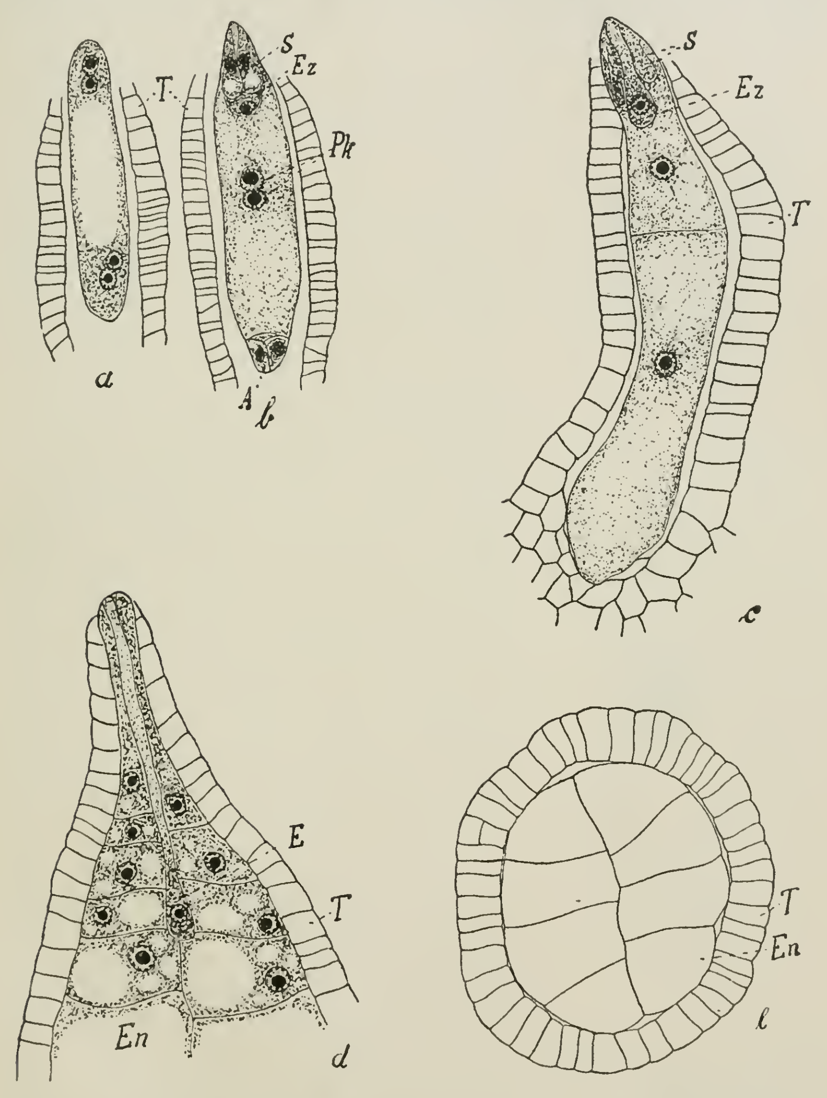


Fig. 10. *Linaria alpina.* a) Vierkerniger Embryosack. — b) Embryosack mit Polkernverschmelzung. — c) Erste Teilung des Embryosackes. — d) Mikropylpartie des Endosperms. — e) Endosperm im Querschnitt. — Vergr. 400.

es entstehen 8 zellige Lagen (Fig. 10e). Bereits fangen die obersten, der Mikropyle zunächst gelegenen Zellen an, sich von den andern durch ihren Plasmagehalt zu unterscheiden; sie enthalten nur wenige kleine Vacuolen, die in den auf sie folgenden Zellen an Größe

zunehmen, um schließlich den weitaus größern Teil der Zelle auszufüllen (Fig. 10d). Auch die an das Chalazahaustorium angrenzenden Endospermzellen zeigen in bezug auf Plasmareichtum und Vacuolen dasselbe Verhalten. Es handelt sich also ohne Zweifel sowohl unten, wie oben um das Einströmen von Nahrung, während an der Peripherie, längs des Tapetums, nirgends etwas Gleichartiges beobachtet werden kann. Übrigens ist ja eine Nahrungszufuhr von dort her der Kutinisierung der Tapetenschicht wegen von vornherein ausgeschlossen.

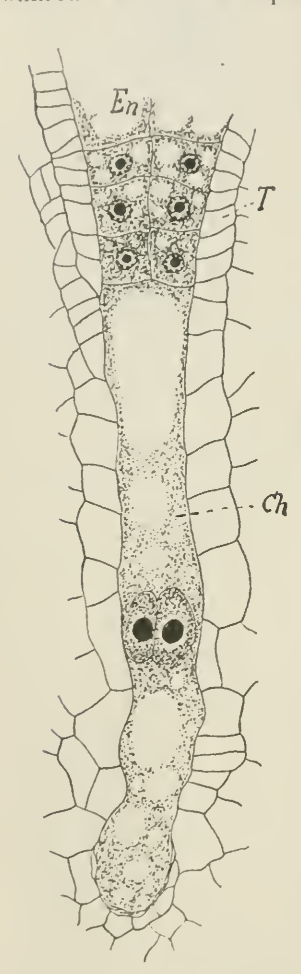


Fig. 11. *Linaria alpina.* Chalazateil des Endosperms mit Haustorium. — Vergr. 400.

Die Tapetenzellen, die schon auf ganz jungen Stadien deutlich erkennbar sind, behalten wie bei der vorher besprochenen Art ihre Teilungsfähigkeit während der ganzen Entwicklung des Embryosackes und des Endosperms ungeschmälert bei und gewähren bis zu ihrem Absterben den Anblick von stark mit Plasma erfüllten, in lebhafter Tätigkeit befindlichen Zellen, die auch, wenn sie schon zusammengedrückt sind, immer noch mit protoplasmatischem Inhalt vollgepfropft sind, dann zwar eine bräunliche Färbung aufweisen. Ihre Teilungen scheinen auch etwa tangential zu erfolgen. Die unmittelbar an sie anschließenden 2—3 Schichten des übrigen Integumentgewebes sind von ähnlicher Beschaffenheit; weiter nach außen treten jedoch größere, ziemlich leere parenchymatische Zellen auf, die alsbald teilweise zusammengedrückt werden. Das Auswachsen der Samenflügel erfolgt auf gleiche Art und Weise wie bei *L. vulgaris.*

Linaria zeigt somit in der Entwicklung der Samen gegenüber *Verbascum* bemerkenswerte Unterschiede, die sich nicht bloß auf die Entwicklung der Haustorien, als namentlich auch auf die Veränderungen in der Tapetenschicht und im Integument beziehen. Während bei *Verbascum* 4 bei den ersten Teilungen abgegliederte Endospermzellen, sowohl an der Chalaza, wie auch an der Mikropyle als Haustorien funktionieren, tritt bei *Linaria* an Stelle der 4 Chalazazellen eine einzige zweikernige. Balicka-Iwanowska (5) sagt zwar, daß bei *L. cymbalaria* das Chalazahaustorium sich später in „deux compartiments principaux" teile. Ob dies aber eine wirkliche Zellteilung sei — die Verfasserin spricht sich nicht näher darüber aus —, möchte ich angesichts meiner Befunde bei *L. vulgaris*

und *alpina* und bei Betrachtung der Fig. 17 von Balicka-Iwanowska sehr bezweifeln, namentlich wenn bei genannter Figur die im selben „compartiment“ liegenden Kerne ins Auge gefaßt werden. — Auch das Mikropylhaustorium ist anders ausgebildet und erinnert weniger in der Form seiner Zellen, als in ihrem Inhalt an haustoriale Funktion. Ganz anders verhält sich die Tapetenschicht bei dieser Pflanze. Es zeigt sich keine Spur jener Vergrößerung der Zellen, wie wir sie bei *Verbascum* vorgefunden haben und damit hängt wohl auch zusammen, daß die Teilungsfähigkeit so lange erhalten bleibt, während sie bei *Verbascum* eine zeitlich beschränkte ist. Entsprechend dem verschiedenen Verhalten des Tapetums kommt es bei *Linaria* auch nicht zur Ausbildung der hügeligen Oberfläche des Endosperms; ebenso fehlt natürlich die Celluloseschicht. In bezug auf die eigentümliche Ausbildung des Integuments zu Flügeln verhalten sich nicht alle Linariaarten gleich, so gibt Bachmann (4) z. B. für *Linaria minor* keine Flügelbildung bei den Samen an.

5. Antirrhinum majus L.

Die in der Mitte der Fruchtknotenscheidewand entspringende Placenta bildet in die beiden Höhlungen hinein starke Wucherungen, an welchen die zahlreichen, kleinen Samenanlagen sitzen. Die in Einzahl vorkommende Archesporzelle beginnt sich erst zu teilen, wenn das dicke Integument sich bereits geschlossen hat (Fig. 12a). Die hinterste der durch die zwei atypischen Kernteilungen gebildeten vier Tetradenzellen verdrängt alsbald die vordern und wächst zum Embryosack heran. Die dabei zu Tage tretenden Kernteilungsbilder sind, wie Fig. 12b zeigt, äußerst klein. Bereits im Zweikernstadium beginnt sich der Embryosack beträchtlich in das Chalazagewebe einzusenken und sich leicht dem Leitungsstrang entgegenzukrümmen. Daß das Wachstum desselben größtenteils Schritt hält mit dem Wachstum der Samenanlage, das in der durch die Tapetenzellen bezeichneten Zone erfolgt, zeigt deutlich ein Vergleich der Figuren 12b und c, bei welchen der Abstand der Embryosackpole von der Mikropyle und Chalaza annähernd derselbe bleibt. Nach der Befruchtung wandert der primäre Endospermkern in die Mitte des Embryosackes zurück und geht dort die erste Teilung ein, durch welche letzterer in zwei annähernd gleiche Zellen zerlegt wird (Fig. 12c). Der ersten Querwand folgt eine zweite im obern Teil, während der untere ungeteilt bleibt, doch meist noch eine Kernteilung folgen läßt. Durch wiederholte Längs- und Querteilungen entstehen wiederum 4 Reihen von großlumigen, wenig Plasma enthaltenden Endospermzellen, die sich namentlich in der mittlern Gegend ziemlich stark dehnen und so dem ganzen Endosperm ein spindelförmiges Aussehen verleihen, von dem sich nur der etwas erweiterte, ungeteilt gebliebene untere Teil abhebt, der in der Folge als Haustorium funktioniert, jedoch nicht weiter oder wenigstens nur ganz schwach in das Chalazagewebe eindringt (Fig. 13). Die mittlern Nährgewebezellen teilen sich in der Folge auch durch parallele Längswände, sodaß 8zellige Etagen zustande kommen. Es scheinen jedoch

auch etwa Abweichungen von den ersten Teilungsfolgen aufzutreten, in dem Sinne, daß gleich auf die erste Querteilung eine Längsteilung der obern Zelle erfolgt. Das weitere Wachstum des Endosperms geschieht sehr langsam, wenigstens fand ich in stark entwickeltem Samen immer noch ein relativ kleines Nährgewebe. Auch der Embryo bildet auf diesem Stadium noch einen einzelligen Schlauch, der sich in die obersten Endospermzellen einsenkt.

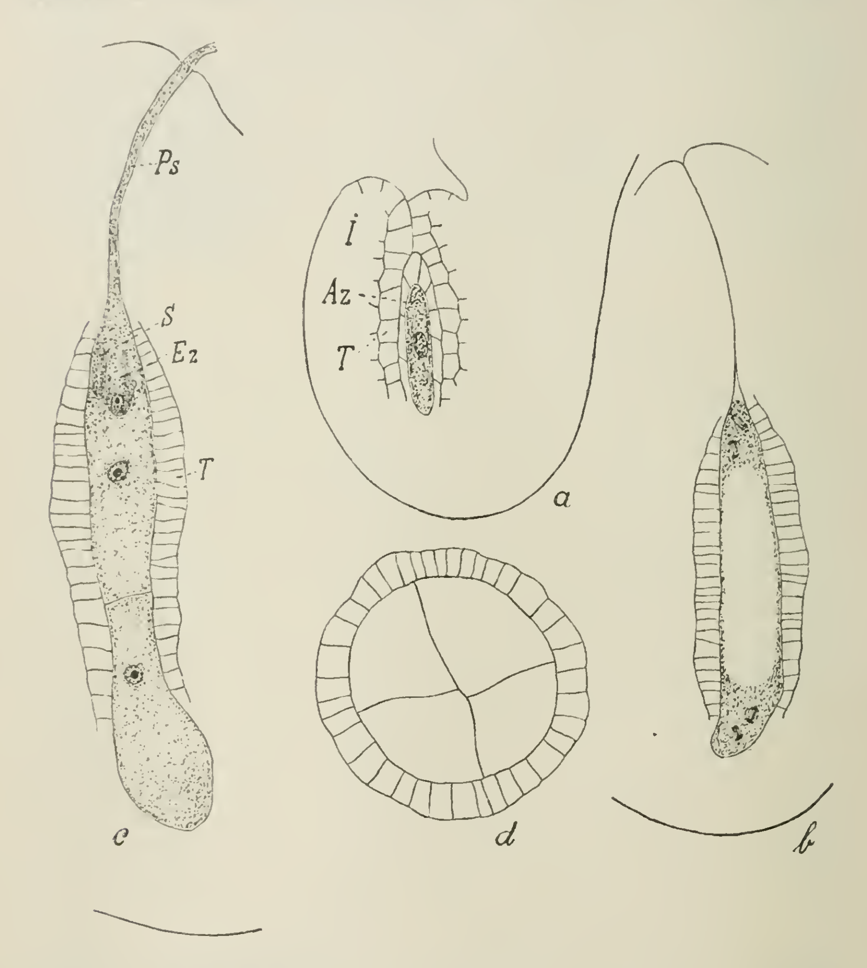


Fig. 12. *Antirrhinum majus.* a) Samenanlage mit Archesporzelle. — b) Embryosack bei der letzten Teilung. — c) Embryosack nach der ersten Endospermteilung. — d) Junges Endosperm im Querschnitt. — Vergr. 400.

Das Integument zeigt schon im Archesporstadium eine deutlich differenzierte Tapetenschicht, die den Nucellus bekleidet und anfangs aus nur wenigen Zellen besteht. Die Zahl derselben nimmt jedoch mit dem Wachstum der Samenanlage rasch zu, was deutlich darauf hin weist, daß die Streckung der Samenknospe hauptsächlich in

dieser Region erfolgt. Mit der Bildung der ersten Endospermzellen beginnen die Zellen des Zwischengewebes allmählich ihren Inhalt zu verlieren und sich zu dehnen, ausgenommen die zunächst dem Tapetum liegenden, die noch eine Zeit lang relativ plasmareich bleiben und der Entwicklung der Tapetenschicht ebenfalls durch Teilung folgen. Allmählich werden die mittlern Zellreihen zusammengedrückt und ihre Membranen zerrissen. Eine eigenartige Entwicklung schlägt die Epidermis ein. Zur Zeit der Befruchtung sind ihre Zellen ganz vollgepfropft mit Plasma, ähnlich den Tapetenzellen, von denen sie sich jedoch durch geringere Höhe unterscheiden. Sobald das Endosperm mehrzellig ist, beginnen sie zu langen Papillen auszuwachsen, und zwar erfolgt dieser Wachstumsvorgang allemal bei einem größern oder kleinern Zellkomplex derart, daß die mittlern Zellen sich am intensivsten strecken und die an sie sich anschließenden nach außen allmählich an Länge zurückbleiben (Fig. 13). Dadurch kommt eine hügelige Oberfläche des Samens zu stande. In den einzelnen Zellen treten zudem leichte Membranverdickungen auf in Form von feinen Leistchen. Ganz ähnliche Entwicklung der Epidermis wird von Bachmann für *Anarrhinum* angegeben, bei welcher Gattung ebenfalls „zapfen- und buckelartige Erhebungen“ der Oberfläche vorkommen.

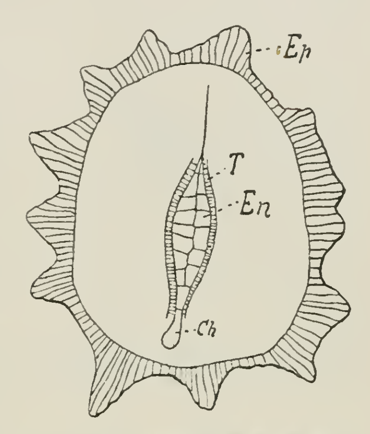


Fig. 13. *Antirrhinum majus.* Same. — Vergr. 70.

Antirrhinum unterscheidet sich somit, wenn wir von der besondern Ausbildung der Integumentepidermis und dem Ausbleiben der Flügelbildung der Samen absehen, nicht wesentlich von *Linaria.*

6. Scrophularia nodosa L.

Scrophularia lehnt sich, was die Entwicklung der Samen anbetrifft, stark an *Verbascum* an. Auch hier konnten nicht selten zwei neben einander liegende Archesporzellen beobachtet werden (Fig. 14a), von denen aber stets nur eine die charakteristische Teilung eingeht. Der aus der hintersten der 4 Tetradenzellen (Fig. 14b) hervorgehende Embryosack verbreitert sich bereits auf dem Vierkernstadium in seinem vordern Teil, indes das hintere Ende in der Regel schmal bleibt und noch eine Zeit lang von den mehr oder weniger zerdrückten Nucelluszellen umgeben wird. Diese verschiedene Ausbildung der Makrospore an ihren beiden Enden äußert sich auch in der Lagerung der Kerne, indem die zwei vordern meist neben, die hintern hintereinander zu liegen kommen (Fig. 15a). Im Stadium der Verschmelzung der Polkerne (Fig. 15b) können, allerdings oft nur schwer, 3 kleine Antipoden beobachtet werden, die aber zur Zeit der Befruchtung bereits degeneriert sind. Der

ausgewachsene Embryosack ist gerade gestreckt und mit Stärke erfüllt; sein Eiapparat zeigt normale Ausbildung. Vor der Ankunft des Pollenschlauches begibt sich der primäre Endospermkern in die

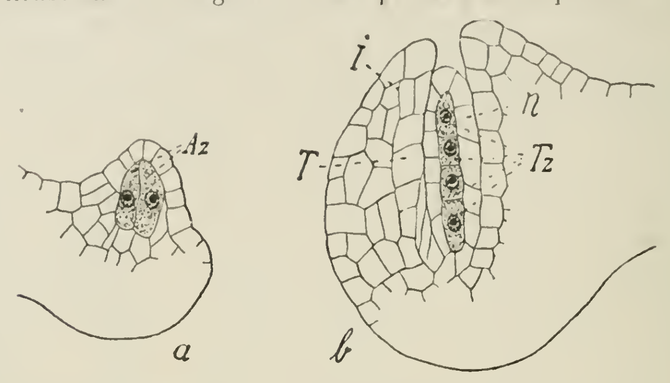


Fig. 14. *Scrophularia nodosa.* a) Samenanlage mit 2 Archesporzellen. — b) Samenanlage mit 4 Tetradenzellen. — Vergr. 400.

Nähe der Eizelle; die Verschmelzung mit einem Spermakern konnte hingegen, da gute Färbungen auf diesem Stadium fast unmöglich sind, nicht gesehen werden. Die erste Teilung des primären Endo-

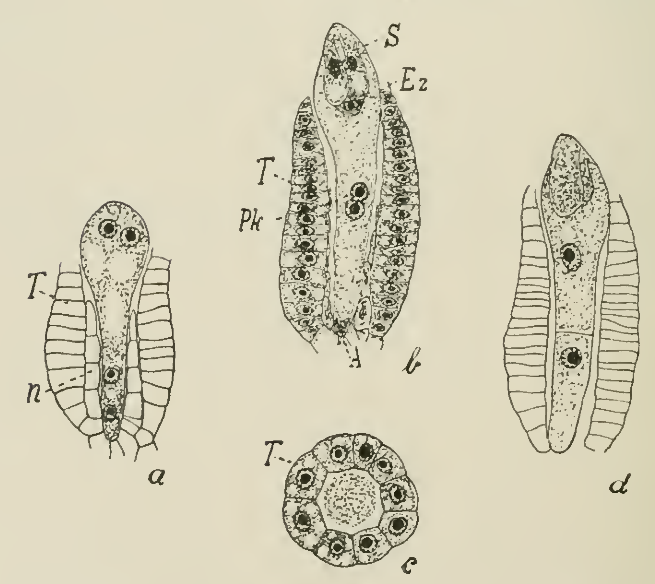


Fig. 15. *Scrophularia nodosa.* a) Vierkerniger Embryosack. — b) Embryosack bei der Polkernverschmelzung. — c) Desgleichen, quer. — d) Embryosack nach der ersten Endospermteilung. Vergr. 400.

spermkerns zerlegt den Embryosack in zwei Hälften, worauf durch neue Quer- und Längsteilungen mehrere Etagen aus je 4 Zellen gebildet werden. Davon entwickeln sich, wie bei *Verbascum*, nur

die mittlern weiter zum eigentlichen Endosperm, während die obersten und untersten 4 Zellen von Anfang an eine besondere Gestalt sich aneignen und die Funktion von Haustorienzellen übernehmen. Es kommen so Bilder zu stande, wie ich sie für *Verbascum* gegeben habe. Balicka-Iwanowska bildet für *Scrophularia vernalis* ein baumartig verzweigtes Mikropylhaustorium ab, es scheinen also nicht alle Arten sich gleich zu verhalten. Sie spricht auch nur von zwei Chalazahaustorialzellen, doch halte ich es für wahrscheinlich, daß auch dort deren vier zu finden seien. — Der mittlere Teil des vasenförmigen Embryosackes baucht sich mit der Weiterentwicklung des Endosperms immer mehr aus und wird schließlich zu einem vielzelligen, homogenen Nährgewebekörper, dem an seinem obern und untern Ende noch die Haustorienzellen anhaften, die inzwischen mehr oder weniger zusammengedrückt worden sind, doch immer noch mit dichtkörnigem, braunem Plasma prall gefüllt erscheinen. Im ausgewachsenen Zustande enthält das Endosperm zahlreiche große Stärkekugeln, sowie auch Proteïnkörner. Die Zellmembranen sind verdickt, namentlich entwickelt die äußerste Zellschicht eine überaus starke Außenmembran, sie übernimmt also offenbar die Rolle einer Schutzscheide.

Von Interesse ist die Entwicklung der Tapetenschicht. Schon wenn das Integument kaum die Spitze des Nucellushöckers überschritten hat, können mehrere Zellen seiner innern Epidermis deutlich von den andern unterschieden werden (Fig. 14b). Sie vermehren sich mit dem Wachstum des Embryosackes und nehmen an Plasmareichtum zu, beginnen auch allmählich sich quer zur Längsachse zu strecken, sodaß sie zur Zeit der Befruchtung schmal tafelförmiges Aussehen haben, den Embryosack hingegen nicht bis zur Spitze bekleiden (Fig. 15b). Bald nachdem das Endosperm eine Anzahl Zellen gebildet hat, beginnen sie sich zu dehnen und man kann nun genau dieselben Bilder antreffen, wie bei *Verbascum;* zwischen zwei größern befinden sich 1—2 schmälere Zellen. Die größern buchten sich allmählich gegen das Endosperm mehr und mehr aus, es kommt auch hier eine Hügelbildung zu stande. Mit dem Wachstum der Zellen verändert sich auch ihr Inhalt, eine große zentrale Vacuole tritt auf und verdrängt das Plasma auf einen dünnen Wandbeleg, der auch den Zellkern enthält. Zu einer Celluloseschichtbildung wie bei *Verbascum* kommt es nicht; doch wird die schon auf frühern Stadien bemerkbare Cuticula nach und nach dicker und erreicht beim ausgewachsenen Samen beträchtliche Dimensionen. Bachmann hat das gleiche Verhalten der Tapetenzellen auch bei andern Scrophulariaarten festgestellt.

Das Zwischengewebe wird mit der Samenreife nach und nach zusammengedrückt. Nur die Epidermis erhält sich länger, da ihre Zellen an den Innen- und Seitenwänden parallel verlaufende Verdickungsleisten anlegen. Schließlich kommt sie der Tapetenschicht nahe zu liegen und wird von dieser nur noch durch die vom Zwischengewebe herrührenden Membranüberreste getrennt. Auch die Tapetenschicht verschwindet nach und nach; die Seitenwände

ihrer Zellen werden gefaltet und schließlich ganz zusammengedrückt, sodaß die fertige Samenschale nur geringe Dicke erreicht.

7. Veronica chamaedris L.

Der Embryosack entwickelt sich aus der hintersten von 4 Tetradenzellen, welche von einer einzigen Nucellusschicht umgeben sind (Fig. 16a). Bereits auf dem Vierkernstadium beginnt er sich vorn zu erweitern, sodaß die Kerne hier neben einander, hinten in der Regel hinter einander liegend angetroffen werden (Fig. 16b). Im ausgewachsenen Zustand hat diese vordere Erweiterung ganz beträchtliche Dimensionen erreicht und die angrenzenden Integumentzellen teilweise zerdrückt (Fig. 16c). Der hintere Teil des mit Stärke dicht erfüllten Embryosackes ist hingegen schmal und noch von einer Schicht Nucellusgewebe bekleidet. Er hat sich unter leichter Krümmung eine Strecke weit in das Chalazagewebe eingesenkt und enthält drei relativ große, übereinander gelagerte Antipoden mit stark färbbarem Plasmainhalt. Im erweiterten obern Teil befindet sich der wohl entwickelte Eiapparat. Der untere der beiden Polkerne wandert früh hinauf und legt sich entweder dem obern dicht an, sodaß die zusammenstoßenden Wände abgeplattet erscheinen, wie Fig. 16c zeigt, oder bleibt in dessen Nähe frei liegen. Zu einer Verschmelzung der beiden kommt es aber nie; zur Zeit der Befruchtung liegen sie getrennt nahe dem Eiapparat. Sie übertreffen alle übrigen Embryosackkerne bedeutend an Umfang und sind auch, verglichen mit den Polkernen der oben besprochenen Pflanzen, auffallend größer als jene. In einem Fall, wo eben Befruchtung stattgefunden hatte, konnte ich neben dem großen Nucleolus eines Polkerns noch zwei kleinere beobachten, offenbar erfolgte hier ein Ausstoßen von Nucleolarsubstanz (Fig. 2 Taf. I/II). Es wäre denkbar, daß beim Vorhandensein so großer Nucleolen durch das Hinzutreten des Spermakerns ein Überschuß von Nucleolarsubstanz entstände, sodaß ein Teil an das umgebende Plasma abgegeben würde. Wir werden weiter unten noch ähnliche Fälle antreffen.

Durch die zwei ersten Teilungen entstehen nun zunächst zwei Querwände im obern Teil des schmalen Abschnittes des Embryosackes. Dadurch zerfällt dieser in drei Etagen: in eine obere bauchig erweiterte, welche die Eizelle enthält, eine schmälere mittlere, die nicht ganz so lang als breit ist und eine schmale, ziemlich lange hintere. Die mittlere dieser drei Zellen entwickelt sich allein zum Endosperm. Sie erweitert sich zunächst gleichzeitig mit der untern und zerdrückt den sie bis anhin bekleidenden Nucellusrest, der alsbald vollständig resorbiert wird. Durch zwei Längswände, die sich unter rechten Winkeln schneiden, wird sie in 4 plasmareiche Zellen geteilt, die sich nun rasch zu strecken beginnen und wiederholte Querteilungen erfahren, sodaß das junge Endosperm schließlich mehrere Etagen aus je 4 Zellen darstellt. Es muß ausdrücklich hervorgehoben werden, daß dieses Wachstum des jungen Nährgewebes nicht als ein Hineinwachsen in die untere

oder obere der zuerst gebildeten drei Zellen aufzufassen, sondern lediglich auf eine fortgesetzte Streckung der mittlern Zone zurück-

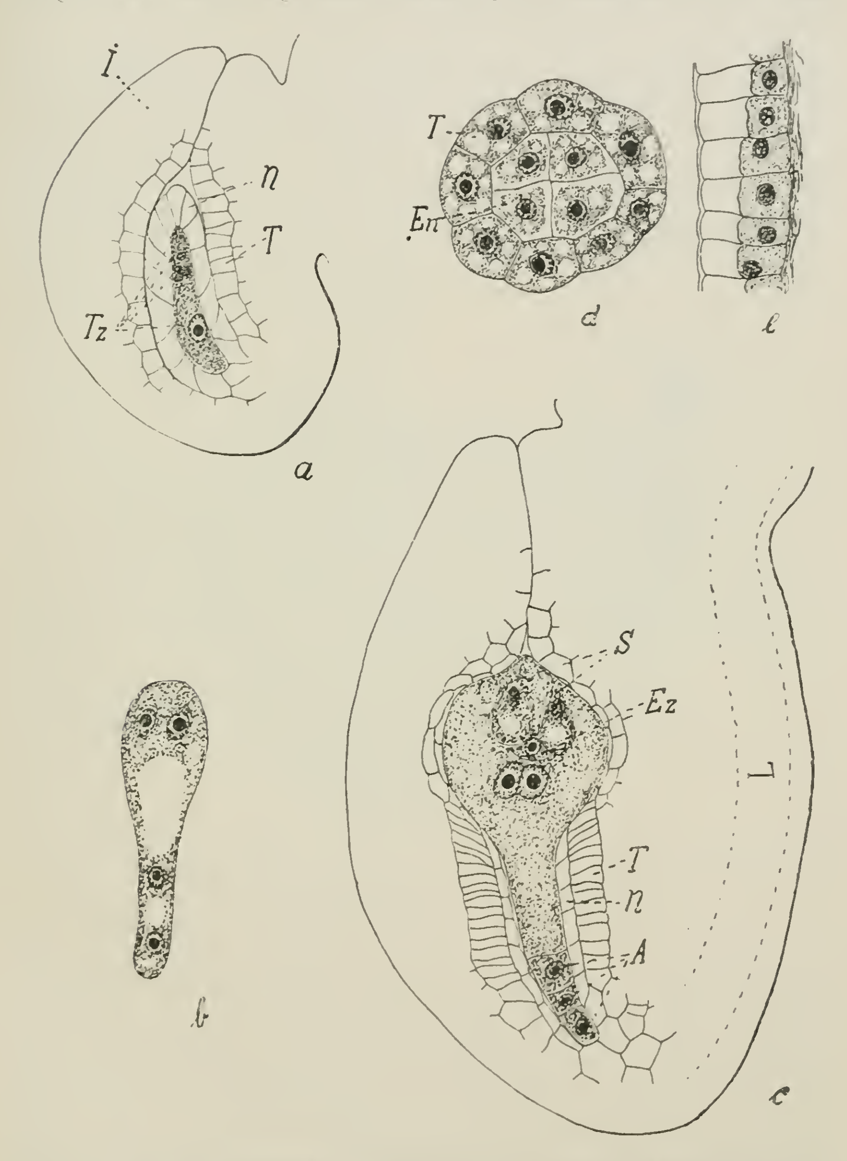


Fig. 16. *Veronica chamaedris.* a) Samenanlage mit vier Tetradenzellen, wovon die unterste sich bereits stark gestreckt hat. — b) Vierkerniger Embryosack. — c) Samenanlage vor der Befruchtung. — d) Junges Endosperm mit Tapetum im Querschnitt. — e) Epidermiszellen. — Vergr. 400.

zuführen ist. Inzwischen haben auch der untere und obere Teil des Embryosackes wesentliche Veränderungen erfahren. Ihre von den zwei ersten Kernteilungen herstammenden Kerne haben nochmals

Teilungen eingegangen, die aber von keiner Wandbildung gefolgt sind. Während oben in der Folge regelmäßig 4 Kerne angetroffen werden können, enthält der untere Teil immer nur 2. Hier sind die drei Antipoden inzwischen verschwunden, sie wurden von der großen Endospermzelle während ihres Wachstums gleichsam aufgefressen. Sowohl die obere, als auch die untere der zwei großen Zellen beginnt sich mit dem Endosperm beträchtlich zu strecken und teilweise auch in die Breite zu dehnen. Doch handelt es sich dabei wiederum weniger um ein Sicheinsenken in das Mikropyl-, respektive Chalazagewebe — ein solches ist zwar nicht zu leugnen und unten ziemlich beträchtlich — als vielmehr um eine Verlängerung zugleich mit den benachbarten Zellen der Samenanlage. Der anfangs mehr oder weniger kugelig erscheinende obere Teil erhält so nach und nach eine gestreckt kegelförmige Gestalt mit ziemlich unregelmäßiger Oberfläche, deren Spitze gegen das Endosperm, die Basis gegen die Mikropyle gerichtet ist (Fig. 3 Taf. I/II). In dem Maße, als die umgebenden Zellen des Integumentgewebes an Inhalt verlieren und teilweise zerdrückt werden, wächst der Plasmagehalt dieser großen Endospermzellen und nimmt auch an Färbungsvermögen zu. Sehr auffallende Wandlungen machen die Kerne durch. Während sie anfangs sich kaum von den Kernen des eigentlichen Nährgewebes unterscheiden, beginnen sie dieselben alsbald an Größe beträchtlich zu übertreffen, zu eigentlichen Riesenkernen auszuwachsen. Mit dem Zunehmen der Dimensionen ist ein solches der chromatischen Substanz und des Nucleolus verbunden. Erstere tritt in scharfen, relativ großen Körnern hervor, die äußerst begierig Farbstoffe speichern, indes der Nucleolus, wie übrigens auch der ganze Kern mehr oder weniger, ausgeprägt amöboide Form annimmt, abgerundete Fortsätze treibt und sich nicht selten ziemlich tief einschnürt (Fig. 3 Taf. I/II). Zugleich treten in seinem Innern zahlreiche kleinere und größere Vakuolen auf. Diese Veränderungen beziehen sich hauptsächlich auf die 4 Kerne der oberen Zelle, des Mikropylhaustoriums; denn daß es sich bei den beiden Zellen um Haustorien handelt, kann auf Grund der oben beschriebenen Vorgänge nicht mehr bezweifelt werden. Auch das Chalazahaustorium nimmt bald andere Form an und treibt unmittelbar unter den letzten Tapetenzellen einen starken seitlichen Auswuchs gegen die Raphe hin, der unter einem spitzen Winkel nach oben wächst, dem Leitungsstrang

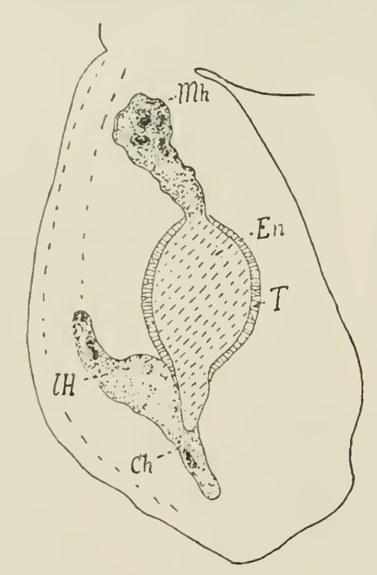


Fig. 17. *Veronica chamaedris.* Samenanlage mit Endosperm und Haustorien. — Vergr. 90.

entgegen (Fig. 17). Von den beiden Kernen wandert entweder nur der eine in diesen Seitenarm ein, indes der andere im primären Teil zurückbleibt, oder beide können in der Aussackung angetroffen werden, sei es gegen die Spitze hin oder weiter zurück an den Seitenwänden. Das in beiden Haustorien stark färbbare Plasma bietet während der ersten Entwicklung den Anblick einer dickflüssigen, stark körnigen Masse, die namentlich an der Peripherie intensiv Farbstoffe speichert. Auf späteren Stadien beginnt sich jedoch ihr Aussehen zu verändern. In der Mikropylpartie treten zahlreiche kleine Vakuolen auf, deren Zahl nach und nach zunimmt, bis die ganze Plasmamasse ein einziges, zierlich gebautes Maschennetz darstellt, dessen feine Stränge viele kleine Körnchen enthalten. Zugleich erfolgen wichtige chemische Umwandlungen: in den Plasma-

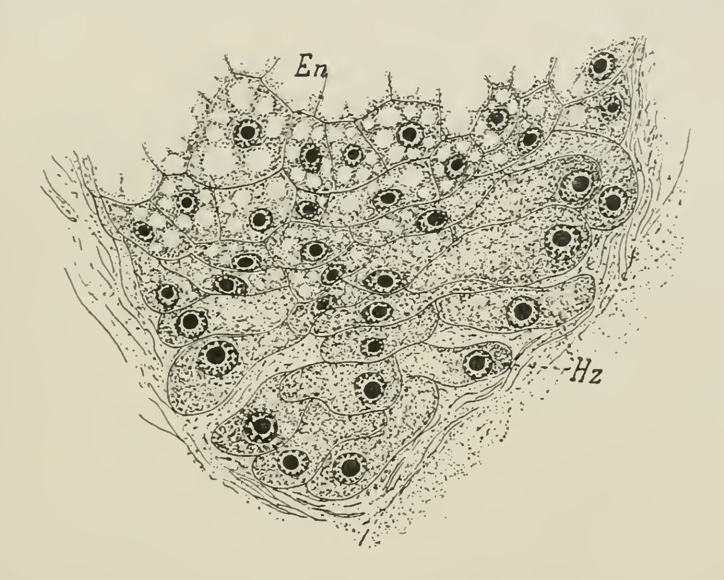


Fig. 18. *Veronica chamaedris.*
Chalazapartie des Endosperms mit Haustorialzellen. — Vergr. 400.

strängen beginnt sich allmählich ein feines Zellulosebalkennetz herauszubilden. Diese Veränderungen in der Struktur des Haustoriumplasmas finden aber nur in der Mikropylzelle statt, im Chalazahaustorium tritt hingegen bald eine Abnahme des Plasmas ein: es wird durch große Safträume ersetzt. Gleiche Unterschiede machen sich auf diesem Stadium auch in der Gestalt der Kerne geltend. Im Mikropylhaustorium nehmen diese eine Zeit lang noch ziemlich an Größe zu, doch ändert sich dabei das Aussehen der Chromatinkörner. Diese verlieren ihre scharfe Umgrenzung, nehmen mehr und mehr eine flockige Gestalt an und sammeln sich an der Peripherie der Kerne (Fig. 4 Taf. I/II). Die vorher amöbenartigen Riesenkerne bekommen allmählich ein stark zerklüftetes, gelapptes Aussehen und zerfallen schließlich in mehrere Teilstücke. Schon vorher ist eine Fragmentation der Nukleolen eingetreten, derart, daß man

in einem Kern neben größeren, zahlreiche Vakuolen enthaltenden und oft die abenteuerlichsten Formen aufweisenden Kernkörperchen meist noch mehrere kleinere antreffen kann. Auch die Kerne des Chalazahaustoriums nehmen in späteren Stadien an Chromatingehalt ab und verlieren ihre starke Färbbarkeit. Doch zeigen sie keine auffallenden Formveränderungen und scheinen auch nicht zur Fragmentation zu schreiten.

Bald nachdem das Endosperm eine Anzahl vierzelliger Etagen gebildet hat, treten in denselben neue Längswände auf und es beginnt allmählich in einer mittleren Zone stärker in die Querrichtung zu wachsen und erhält so eine ellipsoidische Form. Bis dahin folgt es stets dem Wachstum der Tapetenschicht und wird überall von dieser bedeckt, ausgenommen zu oberst und zu unterst, wo die Haustorien abgehen. Die Zellen dieser Schicht, die von Anfang an nur den schmalen Teil des Embryosackes bekleideten (Fig. 16c), befinden sich fortwährend in lebhafter Teilung, und zwar erfolgt diese nicht nur in der Längs- und Querrichtung, sondern, wie es scheint, hie und da auch in der Richtung nach der Peripherie hin. Ihr Lumen nimmt dadurch nach und nach kleinere Dimensionen an. Auf einem gewissen Punkte der Entwicklung beginnt nun das Endosperm das Wachstum der Tapeten zu überflügeln und in das Chalazahaustorium hineinzudringen (Fig. 17). Bald nehmen seine untersten Zellen eine von den anderen abweichende Gestalt an: sie werden aufgetrieben, verlängern sich schlauchartig und drängen sich zwischen das umgebende, bereits stark degenerierte Gewebe ein. Dabei wachsen ihre Kerne ziemlich beträchtlich, erhalten größere und zahlreichere Chromatinstücke und auch umfangreichere Nukleolen und lagern sich nicht selten ganz gegen die Peripherie hin (Fig. 18). Auch das Plasma nimmt an Masse zu und färbt sich intensiver, indes die Vakuolen zugleich kleiner werden. All dies deutet darauf hin, daß es sich hier um Haustorialzellen handelt, wie sie Lang (46) für *Byblis gigantea* und Billings (8) für gewisse Globulariaceen nachgewiesen haben. Auch dort sprossen solche plasmareiche Endospermzellen an der Mikropyle und Chalaza nach allen Richtungen hyphenartig in das Gewebe ein. An der Mikropyle konnte ich freilich kein solches Phenomen beobachten, da das Endosperm sich nicht über die Tapeten hinaus verlängert und daher ein seitliches Auswachsen so wie so unmöglich ist, weil das kutinisierte Tapetum dem Endosperm einen namhaften Widerstand entgegensetzt. Allerdings wäre die Möglichkeit gegeben, daß oberste Endospermzellen sich in das Mikropylhaustorium hinein verlängern könnten; warum dies nicht erfolgt, kann nicht mit Sicherheit entschieden werden. Es wäre denkbar, daß die zu dieser Zeit bereits begonnene Zellulosebalkenbildung ein Hindernis bilden würde, und daß vielleicht, da die Nahrungszufuhr von dieser Seite her jedenfalls keine starke mehr ist, der, wie ich vermute, das Auswachsen der Zellen verursachende Reiz fehlt. —

Die Zellen des Integumentgewebes zeigen mit Ausnahme der Tapetenschicht und der Epidermis kein besonderes Verhalten. Sie strecken sich mit dem Wachstum des Endosperms und verlieren

mehr und mehr ihren Inhalt. Ihre Membranen beginnen zu kollabieren, das Zwischengewebe wird zusammengedrückt. Augenfällig verhält sich die Epidermis. Zur Zeit der Befruchtung bildet sie einen regelmäßig gebauten Gewebemantel, dessen Zellen ebenso inhaltsreich sind wie die Tapetenzellen, sich aber von diesen durch mehr isodiametrische Form unterscheiden. Sie teilen sich noch eine Zeit lang und beginnen sich dann etwas zu dehnen. Ihre Außenmembranen verdicken sich mehr und mehr und nehmen gallertartigen Charakter an, wobei eine Schichtung stets deutlich erkennbar ist. Diese Art der Membranverdickung der Epidermiszellen (Fig. 16e) scheint vielen Veronicaarten eigen zu sein; so gibt sie Bachmann für *V. triphyllos, crinita, gentianoides, prostrata, austriaca* und viele andere an, während eine ganze Anzahl Verdickungen in Form von Leisten auf den Innen- und Querwänden der Epidermiszellen aufweist.

8. Veronica hederifolia L.

V. hederifolia ist ihrer interessanten Entwicklungsgeschichte wegen schon oft Gegenstand der Untersuchung geworden. Bereits zu Anfang und in der Mitte des vorigen Jahrhunderts haben Aug. de St. Hilaire, Planchon, Schleiden[1]), Tulasne (86) und Hofmeister (35) sich mit ihr mehr oder weniger intensiv beschäftigt. Eine eingehende Untersuchung widmeten ihr aber, nachdem Chatin (11) noch einen Versuch zur Klarlegung der bei der Entwicklung sich vollziehenden Umwandlungen, bei dem aber nichts Wesentliches herauskam, gemacht hatte, erst Bachmann (4) und Buscalioni (9). Nichtsdestoweniger wählte ich die Pflanze nochmals als Untersuchungsobjekt, von dem Gedanken ausgehend, daß angesichts der bei den einzelnen Autoren oft ziemlich auseinandergehenden Ansichten eine Bestätigung oder Nichtbestätigung derselben nur erwünscht sein könne, und daß, wie ja die Erfahrung so oft lehrt, auch bei mehrmaliger Untersuchung immer wieder etwas Neues zu Tage gefördert wird. —

Zu einer Zeit, da das Integument bereits bis zur Spitze des Nucellushöckers vorgewachsen ist, findet man die Archesporzelle immer noch ungeteilt. Die beiden ersten, rasch aufeinander folgenden Teilungen zerlegen sie in eine Reihe von 4 Zellen, von denen die hinterste sich zum Embryosack entwickelt. Dieser ist schon vor der Befruchtung mit Stärke ganz vollgepfropft und unterscheidet sich von demjenigen der vorher besprochenen Art dadurch, daß dem zwar auch etwas breiteren vorderen Teil jene bauchige Erweiterung fehlt. Es kommt auch hier nicht zu einer Verschmelzung der großen Polkerne, diese liegen dicht nebeneinander und berühren sich etwa mit etwas abgeplatteten Seiten. Antipoden finden sich in Dreizahl im hinteren schmäleren Ende des Embryosackes übereinander gelagert. Sie sind von relativ beträchtlicher Größe und reichlich mit Inhalt erfüllt, überdauern jedoch die Befruchtung nicht, sondern verschwinden kurz nach dem Auftreten der ersten Querwand. Der

---

[1]) Zitiert bei Bachmann (4).

unbefruchtete Embryosack ist fast vollständig von der Tapetenschicht bekleidet, nur die oberste Partie weist keine Tapetenzellen auf.

Nach der Befruchtung treten im mittleren Teil des Embryosackes rasch nacheinander 2 Querwände auf, welche den Embryosack in 3 Etagen zerlegen, von denen die mittlere die geringste Höhe besitzt. Diese liefert das Endosperm, welches zunächst aus mehreren Lagen von je vier Zellen besteht (Fig. 19). Die Tapeten fangen mit Beginn der Endospermentwicklung an, eine sehr lebhafte Teilungstätigkeit zu entfalten, die jedoch auf den verschiedenen Seiten alsbald eine wesentliche Änderung erfährt, in dem Sinne, daß die der Raphe direkt gegenüberliegenden äußeren Tapetenzellreihen die inneren, der Raphe zugekehrten, alsbald an Zahl der Zellen übertreffen und dank ihrer fortgesetzten Teilungstätigkeit in kurzem mehr als doppelt so lang erscheinen als jene. Dieser intensiveren Teilungstätigkeit der Tapetenzellen der äußeren Seite folgen auch die zwei ihnen direkt anliegenden Zellreihen des Endosperms. Die Konsequenz dieser ungleichen Teilungen ist eine mehr und mehr zu Tage tretende Nachaußenkrümmung des Nährgewebes und damit des ganzen Samens, welche mit der weitergehenden Quer- und Längsteilung der Endospermzellen beständig zunimmt und schließlich einen auffallend starken Grad erreicht (Fig. 20a). Während dessen hat sich auch das Aussehen der obersten und untersten der drei ursprünglichen Endospermetagen verändert, beide haben den Charakter von Haustorien angenommen und sind keine weiteren Teilungen eingegangen. Die Zahl der Kerne ist eine verschiedene: während im Mikropylhaustorium ziemlich regelmäßig vier Kerne angetroffen werden, enthält das Chalazahaustorium immer nur deren zwei. Die Angaben Buscalionis über 1 Kern oder mehrere fragmentierte

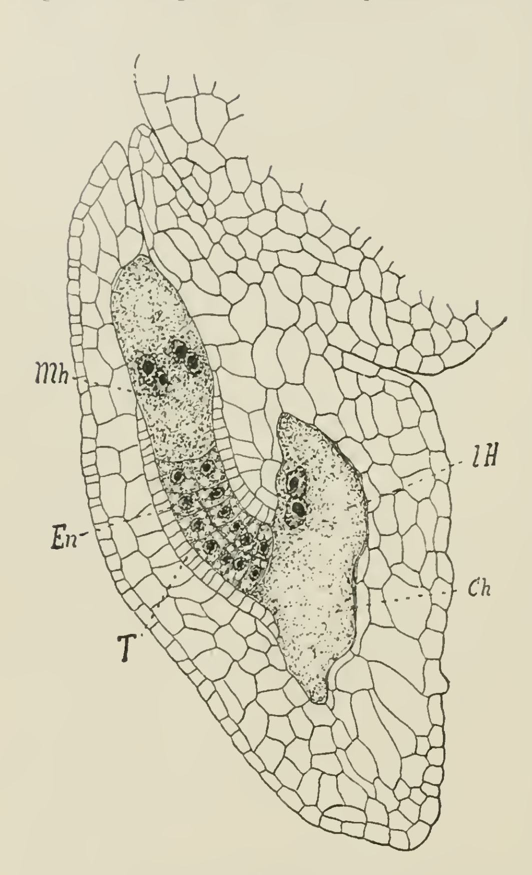


Fig. 19. *Veronica hederifolia.* Samenanlage mit jungem Endosperm. — Vergr. 210.

sind also dementsprechend zu modifizieren. Das Mikropylhaustorium bleibt noch eine Zeit lang unverändert, streckt sich nur etwas mit dem Wachstum der begrenzenden Schichten.[1]) Das Chalazahaustorium dagegen treibt bald eine starke seitliche Ausbuchtung, die unmittelbar unter den Tapetenzellen ihren Ursprung nimmt und unter einem spitzen Winkel in der Richtung des Leitungsstranges nach oben wächst (Fig. 19). *V. hederifolia* verhält sich also bis dahin in Bezug auf die Haustorienbildung ganz gleich wie *V. chamaedris*. Nun tritt aber bald ein wesentlicher Unterschied gegenüber jener hervor. Das Mikropylhaustorium beginnt nämlich auf einem gewissen Stadium über die Mikropyle vorzustoßen und sich dem Funiculus unter teil-

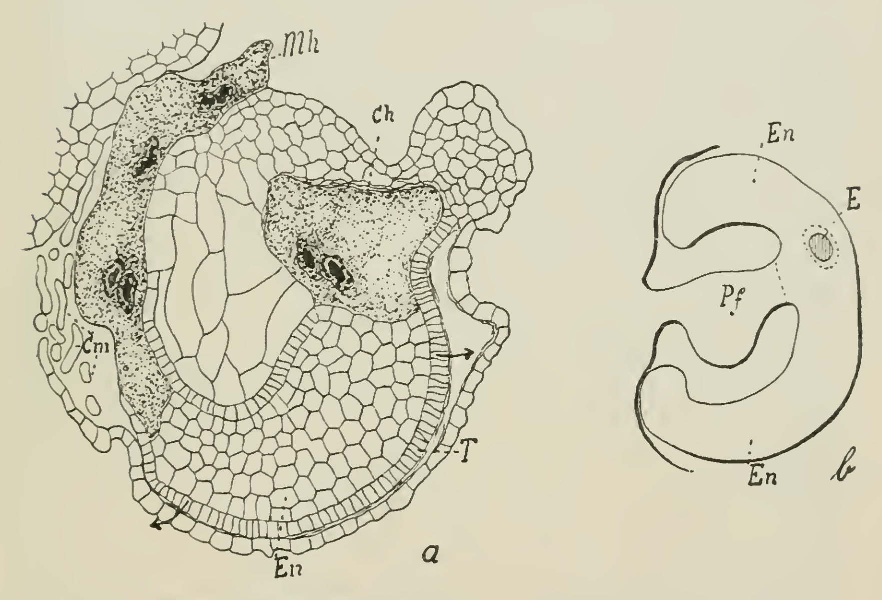


Fig. 20. *Veronica hederifolia.* a) Endosperm mit Haustorien im „primären Stadium". — b) Same. — Vergr. a = 150; b = 15.

weiser Verbreiterung anzulegen. Es umschließt ihn nach und nach zum großen Teil und legt sich infolge seines starken Wachstums in eine Anzahl Falten, so daß es an dieser Stelle nicht selten den Anblick einer aus vielen Blasen zusammengesetzten Wucherung darbietet. Schon früh nehmen die Kerne beider Haustorien beträchtlich an Größe zu und weisen ähnliche Hypertrophien auf, wie ich sie für die vorhergehende Art besprochen habe. Mit fortschreitender Entwicklung tritt auch hier Fragmentation ein, und zwar hauptsächlich bei den Kernen des Mikropylhaustoriums. Dieses verändert auch bald nachdem es sich dem Funiculus angelegt hat, seine Plasma-

[1]) Bachmann gibt an, dasselbe verlängere sich sofort in die Mikropyle hinein. Dies ist nicht ganz richtig, es erfolgt zuerst nur eine einfache Streckung in diesem Teil, wie in der Endospermzone, der Abstand von der Mikropyle bleibt aber vorläufig noch derselbe.

struktur. An Stelle der vielen körnigen Plasmastränge bildet sich allmählich ein feines Zellulosebalkennetz aus, das beständig an Zahl und Dicke der einzelnen Stränge zunimmt. Diese erfahren hauptsächlich auf den peripheren Partien, wo auch eine ziemlich starke Membran vorhanden ist, eine reichliche Ausbildung. Auf Schnitten kann man mit Leichtigkeit erkennen, daß die einzelnen Balken eine von der Peripherie gegen das Innere sich erstreckende, mehr oder weniger radiale Lage einnehmen und an ersterer meist stärker verdickt sind; dazwischen treten zahlreiche Anastomosen auf. Diese Art und Weise der Anordnung des Balkennetzes scheint mir auf eine mechanische Funktion desselben hinzudeuten, und eine solche wäre ja hier vollständig angebracht, da es sich um frei liegende, zarte, des Schutzes ziemlich bedürftige Organe handelt. Im Chalazahaustorium konnte ich, wie auch Buscalioni (9), keine Zellulosebalken vorfinden. Es bleibt lange mit dichtem, stark färbbarem, körnigem Plasma erfüllt. Buscalioni (9) versuchte eine Erklärung für das Vorkommen, respekt. Nichtvorkommen eines Zellulosebalkennetzes in den beiden Haustorien zu geben (S. 8): „Questo fatto che a primo aspetto sembra strano, trova la sua spiegazione nella circostanza che l'estremita calaziale, durante il suo sviluppo, non avendo da superare notevoli resistenze da parte del tegumento, non fabricca i filamenti cellulosici, i quali invece abbondano nell'estremo micropilare che da parte del tegumento e delle pareti ovariche trova un forte impedi mento alla sua espansione". Doch scheint mir diese Erklärung nicht zuzutreffen, denn das Haustorium bildet erst ein Balkenwerk aus, wenn es das Gewebe längst durchbrochen, also keinen Widerstand mehr zu überwinden hat; umgekehrt bleibt bei manchen Pflanzen, z. B. *Veronica chamaedris, Pedicularis* usw. das Mikropylhaustorium während seiner ganzen Entwicklung im Gewebe eingeschlossen, und doch kommt darin Zellulosebalkenbildung vor, aber immer auf späten Stadien.

Während der Entwicklung des Endosperms sind auch starke Umwandlungen im Integument erfolgt. Seine Zellen beginnen sich nach der Befruchtung schnell zu leeren und stark zu dehnen. Bald sind diejenigen auf der äußeren Seite der Samenanlage fast vollständig zerdrückt, mit Ausnahme der Epidermis, die noch eine Zeit lang dem Wachstum durch Teilung Folge leistet. Die zwischen dem Endosperm und der Raphe gelegenen Zellen erhalten sich ebenfalls länger, erfahren aber durch das Auswärtskrümmen des Nährgewebekörpers eine ganz gewaltige Streckung, so daß sie die angrenzenden Tapetenzellen oft um mehr als das zehnfache an Größe übertreffen. Mit der Resorption der äußeren, der Raphe abgewendeten Integumentzellen kommt die Epidermis nach und nach direkt an die Tapetenschicht zu liegen und ist von dieser nur noch durch die Überreste der zusammengedrückten Integumentzellen getrennt. Bereits nehmen ihre Zellen auch unregelmäßige Form an, dehnen sich und verlieren mehr und mehr ihren Inhalt, wölben sich auch etwa nach außen vor und fallen teilweise aus dem Verbande heraus (Fig. 20a). Eine ganz eigentümliche Veränderung geht jedoch mit den Epidermiszellen in der Nähe des Funiculus vor. Diese fangen an, zu langen

Schläuchen auszuwachsen, die sich wie Pilzhyphen ineinander schlingen und einen dichten Filz um diesen Teil der Samenanlage bilden, es entsteht der sogenannte „corps mousseux“ (cm Fig. 20a), den bereits Aug. de St. Hilaire beobachtet hat, dessen morphologische Wertigkeit aber erst von Bachmann richtig erkannt worden ist. Der „schaumige Körper“ fristet jedoch nur ein kurzes Dasein, seine Zellen schrumpfen bald zusammen und trocknen mit der weiteren Entwicklung des Endosperms ein.

Die nun folgenden, durch die besondere Art und Weise des Wachstums bedingten Veränderungen des jungen Samens führen zu einer vollständigen Wandlung seiner Form. Mit der zunehmenden Krümmung des Endosperms beginnt nämlich dasselbe sich auf seiner äußeren Seite, d. h. der konvexen, allmählich auszubauchen, und zwar erfolgt diese Ausbauchung zuerst in der Gegend des Chalazahaustoriums und setzt sich dann in die Region, wo das Mikropylhaustorium vom Nährgewebe abgeht, fort. Es muß also in diesen Richtungen eine intensivere Teilungstätigkeit sich entwickeln, die über die beiden Ansatzstellen der Haustorien hinaus rings um das auf dem „primären Stadium“ [1]) angelangte Endosperm einen Gwebewulst erzeugt. Dieser wächst immer mehr in der Richtung der in Fig. 20a angedeuteten Pfeile vom „primären“ Endospermkörper weg und bildet so schließlich um denselben einen elliptischen Wall, der mit fortschreitendem Wachstum sich mehr und mehr erhebt und sich über den ersteren zurückkrümmt. So kommt die für viele Veronicaarten so charakteristische Muschelform der Samen zu stande. Mit dem Wachstum in diesen ringförmigen Partien ist aber noch ein solches im „primären“ Endosperm verbunden. Wie wir gesehen haben, sind die beiden die Haustorien tragenden Teile des Gewebes ursprünglich an seinen Enden gelegen, durch die Wachstumsvorgänge werden sie aber nach innen gerückt. Die an das Chalazahaustorium angrenzende Endospermpartie, die sich schon auf dem Stadium von Fig. 20a vor der Mikropylregion durch ihre Größe auszeichnet, streckt sich in der Folge sowohl in die Quere als auch in die Länge, indem ihre Zellen sich in diesen Richtungen teilen und später auch teilweise strecken. Infolgedessen hebt sich dieser Teil des Endosperms bald als ein ziemlich mächtiger Gewebestrang vom übrigen Nährgewebe ab wie etwa ein Stiel von einem stark gekrümmten Schild. Er macht so ganz den Eindruck eines Nabelstranges und wird daher auch von Bachmann „großer Funiculus“ genannt. (Besser wäre wohl die Bezeichnung großer „Pseudofuniculus“.) Gleichzeitig erlangt auch der an das Mikropylhaustorium angrenzende Endospermteil eine genau gleiche Ausbildung, erreicht jedoch bei weitem nicht die Stärke des „großen Pseudofuniculus“. Der muschelförmige Same ist also mit zwei Stielen versehen, einem großen und einem kleinen, die ursprünglich den beiden Enden des „primären“ Endosperms angehörten und von denen die Haustorien

[1]) Ich gebrauche den Ausdruck „primäres Stadium des Endosperms“ für das in Fig. 20a abgebildete Nährgewebe, das also eben vor Beginn der eigentümlichen Formveränderungen steht.

abgehen. Meine Darstellung der Entwicklung des „großen Pseudofuniculus" deckt sich mit der von Bachmann gegebenen nicht vollständig. Während er ihn als durch Ausbauchung des Endosperms gegen die Raphe hin entstanden beobachtet haben will, konnte ich nur eine Verschiebung des Chalazateils des „primären" Endosperms nach der konkaven Mitte der Muschel konstatieren, derart, daß der Chalazateil selbst zum „großen Pseudofuniculus" wird, gerade wie aus dem Mikropylteil der „kleine Pseudofuniculus" hervorgeht. — Die Zellen der zwei „Pseudofuniculi" verändern sich mit Beginn der Samenreife, nicht nur, was die Form, sondern auch, was den Inhalt anbetrifft. Dieser verschwindet mehr und mehr, die Zellen strecken sich dabei stark, namentlich die weiter von der Endospermmuschel entfernten. An der Abgangsstelle des „Pseudofuniculus" macht sich eine Trennungsschicht bemerkbar, indem die dem Funiculus angehörenden Zellen sich strecken und entleeren, während die angrenzenden Zellen des Körpers ihre polyedrische Form beibehalten und dicht mit Plasma erfüllt bleiben. Zudem kann bei beiden Funiculi an ihren Ansatzstellen eine leichte Einschnürung beobachtet werden, es ist die Zone, wo der fertige Same sich später abtrennt.[1]) Die Zellen des Endospermkörpers enthalten eine Menge relativ großer Stärkekörner und beginnen auch allmählich ihre Membranen zu verdicken, namentlich zeichnet sich die Außenwand der Endospermepidermis durch ihre Dicke aus, sie dient unzweifelhaft zur Festigung des Samens. Dieser entbehrt jeder weiteren schützenden Zellschichten, seine Samenschale ist also sehr reduziert und besteht in reifem Zustande nur noch aus den Resten der Tapetenzellen und weniger anderer Integumentzellen. Erstere begleiten das Endosperm während seiner ganzen Entwicklung und bekleiden es ringsum, ausgenommen natürlich die Stellen, wo die Haustorien abgehen. Sie behalten also ihre Teilungsfähigkeit außerordentlich lange bei, erinnern auch stets in ihrem Aussehen von plasmareichen Zellen an ihren Ursprung, werden aber schließlich doch auch auf ein dünnes Häutchen zusammengedrückt, nachdem sie vorher noch an ihren Innenwänden eine deutliche Cuticula erzeugt haben. Die im „primären" Stadium noch vorhandene Epidermis ist unterdessen längst verschwunden (Fig. 20b).

Der Embryo schlägt wie bei den übrigen bisher besprochenen Pflanzen eine normale Entwicklung ein. Im reifen Samen ist er der Mitte der Endospermmuschel eingebettet.

9. Digitalis purpurea L.

R. von Wettstein (91) teilt in Englers „Natürl. Pflanzenfamilien" *Veronica* und *Digitalis* derselben § *Digitaleae* der Unterfamilie *Rhinanthoideae* zu. Die Samenentwicklung der beiden Gattungen weist aber, wie wir sehen werden, zum mindesten auf eine entferntere Verwandtschaft hin. —

[1]) In Fig. 20b ist diese Trennungsschicht beim „großen Pseudofuniculus" (Pf) durch die gestrichelte Linie angedeutet. Der „kleine Pseudofuniculus" ist hier nicht sichtbar.

Die äußerst zahlreichen Samenanlagen entspringen an der große Wucherungen in die Fruchtknotenfächer bildenden, scheidewandständigen Placenta. Sobald das Integument die Spitze des Nucellushöckers erreicht hat und sich zu schließen beginnt, schickt sich die Archesporzelle zur Teilung an. Ihr Kern nimmt an Größe zu, der Kernfaden wird deutlich. Von den aus den zwei ersten Teilungen hervorgehenden vier Embryosackzellen entwickelt sich wiederum die hinterste zum Embryosack (Fig. 21). Die dabei auftretenden Chromosomen sind kurz, wurstförmig gebogen (Fig. 6 Taf. I/II). Der Fruchtknoten hat auf diesem Stadium eine gegenüber den meisten oben besprochenen Pflanzen beträchtliche Größe erreicht; die besten Bilder kann man auf Querschnitten durch denselben erhalten. Die Entwicklung des Embryosackes erfolgt in normaler Weise: in ausgewachsenem Zustande hat er ansehnliche Länge erreicht und ist im vorderen Drittel bauchig erweitert, doch nicht so stark wie bei *Veronica chamaedris* (Fig. 22a). Der aus der Vereinigung der beiden

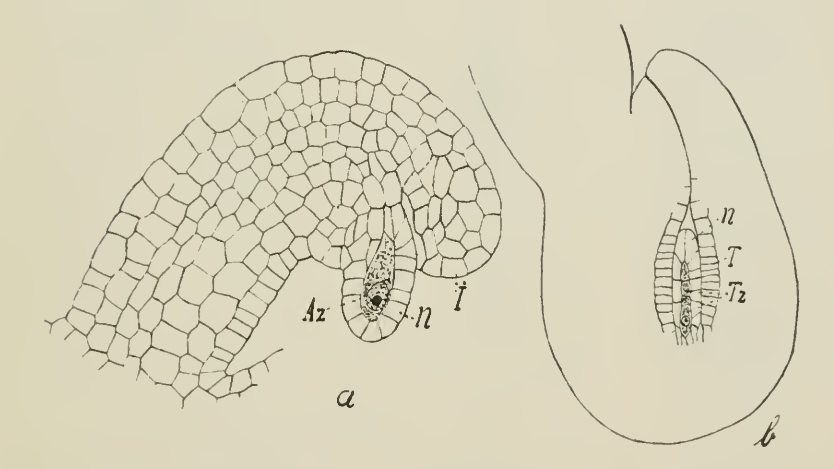


Fig. 21. *Digitalis purpurea.* a) Samenanlage im Archesporstadium. — b) Desgl. im Tetradenstadium. — Vergr. 400.

Polkerne hervorgehende primäre Endospermkern liegt meist im Anfangsteil der Erweiterung und übertrifft die übrigen Kerne bedeutend an Größe; ebenso fallen die Dimensionen seines Nucleolus auf. Balicka-Iwanowska (5) hat das Verhalten des primären Endospermkerns in Bezug auf die zeitlichen Verhältnisse durchaus unrichtig dargestellt. Sie beschreibt seine Wanderung gegen die Eizelle, wie wenn sie erst nach der Befruchtung stattfinden („La fécondation une fois effectuée . . . .") und der Kern alsdann in irgend einer Beziehung zur Ernährung der befruchteten Eizelle stehen würde (S. 49): „celle-ci (die Eizelle) une fois fécondée réclame une nutrition plus abondante et il semble que c'est justement le noyau endospermique qui est appelé à remplir ici un rôle correspondant". Die ganze Wanderung gegen die Eizelle erfolgt vor der Befruchtung und hat offenbar nur den Zweck, die Vereinigung mit

dem Spermakern zu erleichtern; nach derselben begibt sich der Kern sofort wieder zurück. Daß er während dieser kurzen Zeit seines Aufenthaltes neben der unbefruchteten Eizelle in einer ernährungsphysiologischen Beziehung zu dieser stehe, muß bezweifelt werden. — Zur Zeit der Befruchtung finden sich die Antipoden bereits als in Degeneration übergegangen oder gar nicht mehr, obschon sie eine relativ gute Ausbildung erreichen, nicht bloße „vestiges" darstellen, wie Balicka-Iwanowska erwähnt. Die Zellen der Tapetenschicht unterscheiden sich früh von den übrigen Integumentzellen und folgen dem Embryosack während seines Wachstums beständig, reichen aber nur bis zur Erweiterung.

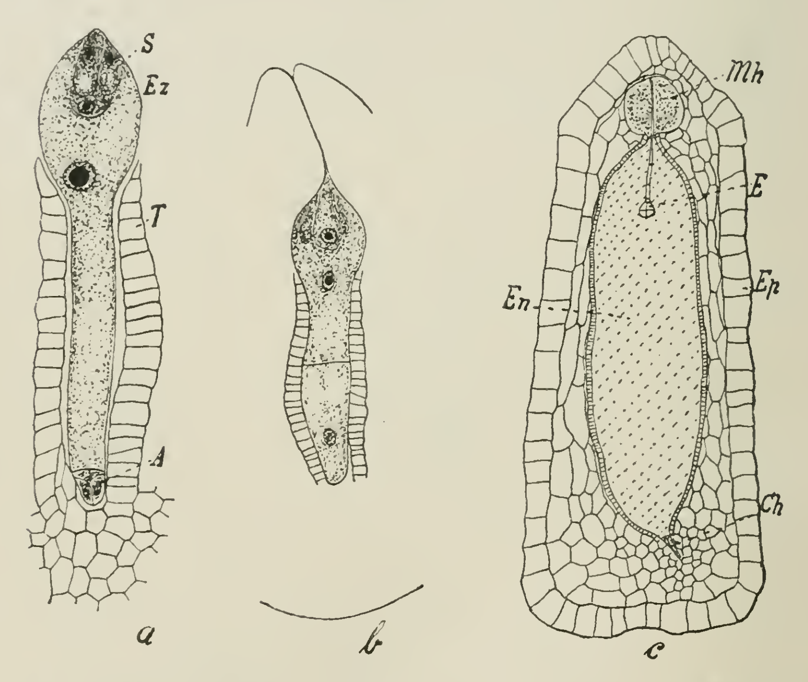


Fig. 22. *Digitalis purpurea.* a) Embryosack vor der Befr. — b) Nach der ersten Endospermteilung. — c) Same. Vergr. a = 400; b = 210; c = 70.

Die Vereinigung eines Spermakerns mit dem primären Endospermkern konnte in einem Falle deutlich beobachtet werden. Wie Fig. 7 Taf. I/II zeigt, ist der Spermakern schwach gekrümmt und liegt dem bedeutend größeren Embryosackkern auf der Unterseite an. Beide haben sich schon eine Strecke weit vom Eiapparat entfernt, befinden sich aber immer noch innerhalb der Erweiterung des Embryosackes. Die Verschmelzung des anderen männlichen Kerns mit dem Eikern konnte leider nicht festgstellt werden, da der Eiapparat nach erfolgter Pollenschlauchentleerung fast immer dichtes, braunes Plasma enthält. Die erste Teilung des primären Endospermkerns erfolgt in der Mitte des Embryosackes, also im schmäleren Teil und nicht, wie Balicka-Iwanowska angibt, in

der Erweiterung. Nach dieser ersten Querteilung scheinen meist unten und oben zwei Längswände angelegt zu werden, und erst auf diese folgen in jeder der so entstandenen 8 Zellen wieder Querteilungen. Von der weiteren Entwicklung des Endosperms bleiben früh die 4 an der Mikropyle und an der Chalaza gelegenen Zellen ausgeschlossen: sie nehmen den Charakter von Haustorialzellen an und erweitern sich, wie auch die 4 Reihen Endospermzellen, leicht, so daß der Embryosack schwach vasenförmige Gestalt annimmt. Während der nun folgenden starken Ausbreitung des Endosperms beginnen sich die 4 an der Mikropyle gelegenen Haustorialzellen mächtig zu entfalten und stark Plasma zu speichern (Fig. 22c und Fig. 8 Taf. I/II). Die angrenzenden Integumentzellen werden teilweise zerdrückt, teilweise dehnen sie sich mit dem Wachstum der Samenanlage. Wenn Balicka-Iwanowska von einem Vorstoßen von 4 Verlängerungen in die Mikropylgegend durch den Embryosack spricht, könnte dies leicht falsche Vorstellungen erwecken, denn, wie die Entwicklung zeigt, werden die 4 Zellen durch die ersten Teilungen vom übrigen Endosperm abgetrennt, machen also einen Teil des Embryosackes aus, der sich als Ganzes nachträglich erweitert. Mit dem Wachstum der 4 Mikropylzellen nehmen auch die Kerne bedeutend zu und verändern ihre Struktur. Immerhin weisen sie niemals solche enorme Dimensionen auf, wie die Haustorienkerne von *Veronica* und später zu besprechenden Gattungen. Die größten, die ich messen konnte, erreichten eine Länge von 25 μ und eine Breite von 18 μ, indes die Kerne des Endospermgewebes höchstens 9 μ lang und 5—6 μ breit waren. Auch die Nukleolen vergrößern sich dementsprechend, behalten aber ihre kugelige Form immer bei, während der Kern meist amoebenartige Fortsätze treibt, eine fein zerteilte chromatische Substanz enthält und oft mit seiner Kontur sich im Plasma verliert, woraus Balicka-Iwanowska den Schluß zog, daß die Kerne keine Membran besäßen, was ich aber widerlegen zu müssen glaube, da in vielen Fällen die Kerne scharf begrenzt erscheinen. Balicka-Iwanowska erwähnt auch, daß sie sich in der Folge noch teilen könnten, was ich aber niemals bemerken konnte und mir auch nicht wahrscheinlich vorkommt angesichts der starken Veränderungen der chromatischen Substanz. — Das Plasma ordnet sich nach und nach zu feinen Strängen und nimmt eine schwammige Struktur an. Schon Färbungen mit Hämatoxylin lassen deutlich feine Stäbchen erkennen, die, wie man sich mittels Reaktionen überzeugen kann, aus Zellulose bestehen. Die Chalazahaustorialzellen erreichen nur geringe Entwicklung. Schon vor ihrer Ausbildung verlängert sich der Embryosack in das darunterliegende „Nährgewebe", behält dann aber seine Form ziemlich unverändert bei. Auf spätern Stadien erscheinen die 4 Zellen — nicht zwei, wie Balicka-Iwanowska sagt — stark zusammengedrückt und mit braunem Inhalt erfüllt.

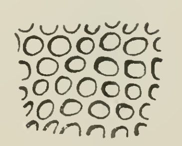


Fig. 23. *Digitalis purpurea.* Verdickungen der Epidermis. — Vergr. 400.

Während der Entwicklung des Endosperms zu einem ovoiden Körper befinden sich die Tapeten in steter lebhafter Teilung und umgeben dasselbe vollständig, ausgenommen die 4 obern und untern Haustorialzellen, entwickeln aber an ihrer Innenseite, wie auch Balicka-Iwanowska erwähnt, eine Cuticula. Das Zwischengewebe geht nur wenige oder fast gar keine Teilungen ein, sondern leistet dem Wachstum durch einfache Streckung seiner Zellen Folge, die nach und nach kollabieren und teilweise zusammengedrückt werden (Fig. 22c). Nur die Epidermis, die schon zur Zeit der Befruchtung sich durch die Größe und Regelmäßigkeit ihrer Zellen unterscheidet, bleibt lange erhalten, da ihre radialen Wände starke Verdickungen anlegen, zwischen denen runde Tüpfel offen bleiben (Fig. 23).

10. Digitalis ambigua Murr.

Diese Art unterscheidet sich hinsichtlich der Samenentwicklung nur wenig von der vorhergehenden. Fig. 24a zeigt das Bild der letzten Teilung im Embryosack. Die zwei Spindelfiguren eines jeden Endes stehen streng senkrecht aufeinander, derart, daß die äußern quer zur Längsachse gerichtet sind, während die beiden innern genau in der Richtung des Embryosackes verlaufen. Ein Vergleich der Fig. 24a und b ergibt deutlich, daß der ganze Embryosack nach der letzten Teilung sich noch bedeutend verlängert, und zwar hauptsächlich der untere, schmale Teil, der vom Tapetum begrenzt wird. Dieses setzt sich anfangs nur aus wenigen Zellen zusammen, die aber während des Wachstums des Embryosackes sich stetig vermehren und seinem schmalen Teil folgen, sich auch ziemlich in der Querrichtung strecken. Die Verschmelzung der beiden Polkerne erfolgt, wie bei den meisten oben besprochenen Pflanzen (wo es überhaupt zu einer solchen kommt), in der Mitte des Sackes, hie und da jedoch auch im obern Teil. Der primäre Endospermkern begibt sich alsdann in die Nähe des Eiapparates. Wie gewöhnlich liegen die Synergidenkerne, deren Nucleolus oft undeutlich ist, gegen

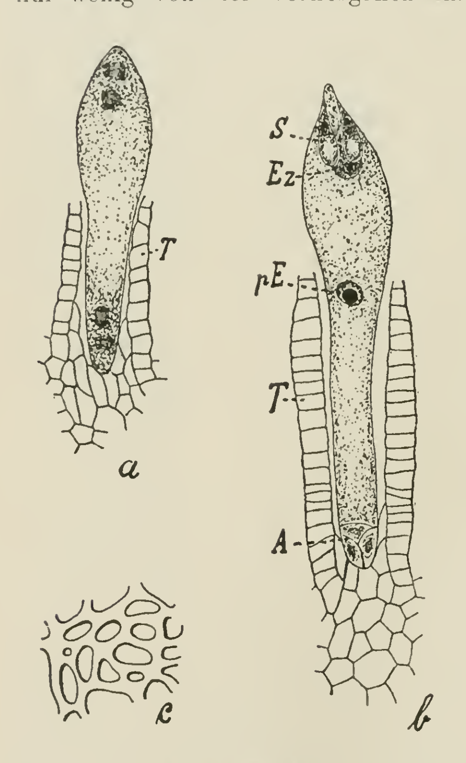


Fig. 24. *Digitalis ambigua.* a) Embryosack bei der letzten Kernteilung. — b) Vor der Befruchtung. — c) Verdickungen der Epidermis. Vergr. 400.

die Basis hin, indes der Eikern die Spitze der Zelle einnimmt. Die Antipoden finden sich in ähnlicher Ausbildung wie bei *D. purpurea* und sind auch hier zur Zeit der Befruchtung meist schon stark in Degeneration begriffen. Das junge Endosperm setzt sich aus 4 Zellreihen zusammen, deren jede aus 6—8 Zellen besteht. Die obersten und untersten derselben funktionieren als Haustorien und zeichnen sich vor den andern durch etwas größere Länge und reichern Plasmainhalt aus. Gleichzeitig mit der Entwicklung des Endosperms dehnen sich auch die Mikropylhaustorialzellen stark; ihr Kern wächst zu ähnlichen Dimensionen heran, wie ich sie für die oben beschriebene Art angegeben habe, indes das Plasma mehr und mehr seine Struktur verändert. Es treten zahlreiche Vakuolen auf, die ihm ein schaumiges Aussehen verleihen, und bald kann man in den Plasmasträngen feine Zellulosebalken erkennen, die ein zierliches Netzwerk bilden. Die 4 Zellen an der Chalaza weisen keine solchen Formveränderungen auf und bilden dementsprechend auch keine Zellulosebalken aus. Die Zwischengewebszellen vermögen den Teilungen der Tapetenschicht nur durch Streckung zu folgen, entleeren sich rasch und fangen an zu kollabieren, ausgenommen die an der Chalaza und Mikropyle gelegenen, die nicht vom Endosperm zerdrückt werden. Die Epidermis fällt auch hier durch die Größe und regelmäßige Anordnung ihrer Zellen auf und verdickt ihre radialen Wände in charakteristischer Weise. Doch kann hier weniger von „Tüpfeln" gesprochen werden, sondern eher von Netzfasern, da die unverdickten Partieen relativ groß erscheinen und meist unregelmäßige Formen aufweisen (Fig. 24c). Diese Art der Membranverdickung der Epidermiszellen könnte also leicht als Unterscheidungsmerkmal der Samen der beiden besprochenen Digitalisarten benützt werden, da sie für jede durchaus charakteristisch ist. Die Innen- und Außenwände bleiben, entgegen den Angaben Bachmanns (4), der auch auf den Innenwänden Membranverdickungen gesehen haben will, unverdickt und sinken meist zusammen, so daß dann die radialen Wände wie ein Gitterwerk die Samenoberfläche bekleiden. — Ähnliche Entwicklung der Samenschale zeigen nach Bachmann (4) auch *D. lutea, lanata* und *ferruginea.*

11. Euphrasia Rostkoviana Hayne.

Die schwach campylotropen, der scheidewandständigen Placenta entspringenden Samenanlagen sind sehr unregelmäßig in der Fruchtknotenhöhle orientiert, so daß es äußerst schwierig fällt, gute Schnitte zu bekommen. Die subepidermal gelegene Archesporzelle erreicht eine gegenüber den andern Nucelluszellen sehr ansehnliche Länge und beginnt sich meist zu teilen, wenn das Integument in der Nähe der Nucellusspitze angelangt ist. Es konnte auch hier die Bildung von 4 hintereinander liegenden Tetradenzellen beobachtet werden, von denen die hinterste die vordern rasch verdrängt und sich unter Zerdrückung der in Einzahl vorhandenen Nucellusschicht zum Embryosack entwickelt. Dieser wächst über den ursprünglich sichtbaren Nucellus hinaus und zwängt sich unter leichter Krümmung so weit

in die Mikropyle ein, daß sein vorderes Ende nur noch durch eine kurze Gewebepartie vom Vorderende der Samenknospe getrennt ist.

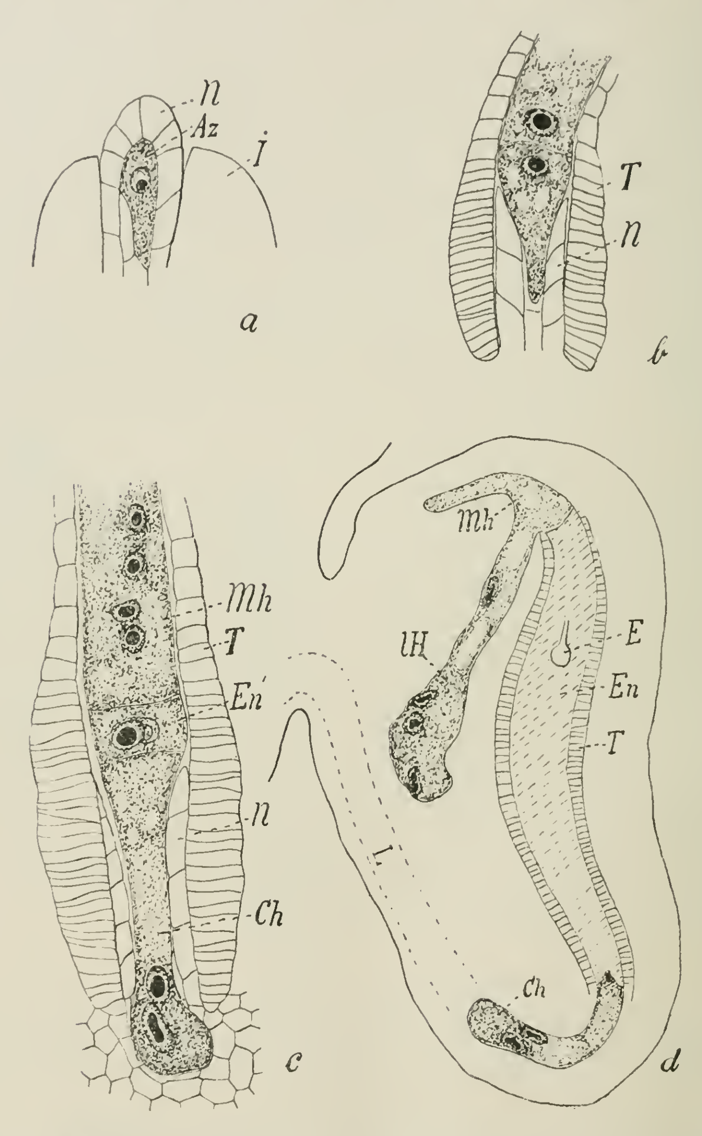


Fig. 25. *Euphrasia Rostkoviana.* a) Archesporzelle. — b) Unterer Teil des Embryosackes mit der ersten Endospermteilung. — c) Desgl. mit den beiden Haustorialzellen und zweizelligem Endosperm. — d) Same im Längsschnitt. — Vergr. a, b, c = 400; d = 90.

Dabei bleibt aber um den hintern Teil des Embryosackes immer noch ein Nucellusrest bestehen, dessen Zellreihen aus wenigen, in die Länge gestreckten, leer aussehenden Zellen bestehen, an welche

sich weiter vorn etwa noch zerdrückte Überreste der übrigen Nucelluszellen anschließen. Merkwürdigerweise erlangen gerade in diesem hintern Teil, also um den Nucellusrest herum, die Tapeten ihre typische Ausbildung, so daß sie also, wie aus Fig. 25 b hervorgeht, mit dem Embryosack nur auf eine ganz kurze Strecke in Berührung stehen. Es hat sich also nur ein kleiner Teil der innern Integumentepidermis zu Tapetenzellen entwickelt, der größere vordere behält hingegen ganz das Aussehen des übrigen Integumentgewebes bei. Auf dem Stadium des ausgewachsenen Embryosackes sind die Tapetenzellen tafelförmig, stark in die Quere gestreckt, und zwar am intensivsten in ihrer mittlern Region, während sie nach vorn und hinten wieder kürzer werden und allmählich in die übrigen Zellen übergehen. Ihr Lumen wird vollständig vom Plasma und Kern eingenommen, welch letzterer stark chromatinhaltig ist und einen relativ großen Nucleolus besitzt. Die Antipoden sind äußerst schwierig festzustellen; wo es mir gelang, solche zu beobachten, waren sie stets im schmalen, in den Nucellus eingesenkten Teil hintereinander gelagert und ziemlich intensiv färbbar. Nach der ersten Teilung des primären Endospermkerns sind sie bereits gänzlich verschwunden (Fig. 25 b). Die Verschmelzung der Polkerne scheint meist in der mittlern Gegend des Embryosacks zu erfolgen; doch konnte in mehreren Fällen wahrgenommen werden, daß dieselben noch unvereinigt im obern Ende des Embryosackes lagen, ja sogar dem Eiapparat schon dicht angeschmiegt waren. Ob es hier überhaupt zu keiner Vereinigung gekommen wäre, konnte ich nicht feststellen, da ich das Phänomen der Befruchtung färbungstechnischer Schwierigkeiten wegen nicht verfolgen konnte.

Wie Fig. 25 b zeigt, findet die erste Querwandbildung da statt, wo die Tapetenzellen in gewöhnliche Integumentzellen übergehen, also sehr weit unten im Embryosack, wodurch dieser in zwei ganz ungleich große Hälften zerlegt wird. Die ersten Teilungen erfolgen so rasch, daß es einer großen Anzahl Schnitte bedürfte, um alle aufeinanderfolgenden Teilungsbilder erhalten zu können. So war es mir leider nicht möglich, das Stadium der Bildung der 2. Querwand zu bekommen. Doch darf wohl aus einer Vergleichung der Figuren 25 b und c geschlossen werden, daß dieselbe u n t e r der ersten angelegt wird. Damit würde auch die Anzahl der Kerne übereinstimmen. Tatsache ist, daß durch zwei Querwände eine kleine Zelle aus dem untern Teil des Embryosackes herausgeschnitten wird und sich allein zum eigentlichen Nährgewebe entwickelt, indes die darüber und die darunter liegende Zelle keine weitern Zell-, wohl aber noch Kernteilungen eingeht. Wie aus Fig. 25 c ersichtlich ist, erfolgt in dieser mittlern Zelle, welche wir mit H o f m e i s t e r (35) als „Endospermmutterzelle" bezeichnen können, zunächst eine Längsteilung. Auf diesem Stadium enthält die oberste, große Zelle 4 Kerne, jede der beiden nebeneinanderliegenden Endospermzellen 1 Kern und die untere deren 2. Daraus dürfen wir, wenn sich meine Annahme betreffs der Bildung der zweiten Querwand bestätigt, auf folgende Reihenfolge der Kern- und Zellteilungen schließen: 1. Bildung der ersten Querwand, in jeder Zelle 1 Kern (Fig. 25 b). 2. Bildung

der zweiten Querwand in der untern Zelle und bloße Kernteilung in der obern; daher in dieser 2 Kerne, in den beiden untern nur je 1 Kern. 3. Bildung der ersten Längswand in der mittlern Zelle, nebst Teilung des Kerns der untern und der 2 Kerne der obern Zelle (Fig. 25c). Während dieser Vorgänge hat sich die unterste Zelle mehr und mehr in den Nucellusrest eingesenkt und ist schließlich an der Basis desselben angelangt, wo sie sich etwas zu verbreitern beginnt und gegen den Leitungsstrang zuwächst. Sie ist mit dichtem, reichlich Farbstoffe speicherndem Plasma ganz vollgepfropft, namentlich in ihrem fortwachsenden Ende, und resorbiert schließlich, indem sie sich auch seitlich ausdehnt, die Nucelluszellen vollständig. Bereits kann man auch Veränderungen an den beiden Kernen beobachten: ihr Volumen nimmt beständig zu, ebenso dasjenige der Nukleolen. Es treten mehr und gröbere Chromatinkörner auf, die Nukleolen, wie auch die ganzen Kerne verändern ihre Gestalt, werden länglich und zeigen oft schwache Einschnürungen. Diese Momente lassen unzweifelhaft erkennen, daß wir es hier mit einem typischen Haustorium zu tun haben, das aus der untersten von ursprünglich 3 Endospermzellen hervorgegangen ist, also ein Chalazahaustorium darstellt. Auch die oberste Zelle übernimmt die Rolle eines Haustoriums, was wir sowohl aus ihrem Plasmareichtum, als auch aus dem Verhalten der 4 Kerne schließen dürfen, die ebenfalls an Größe zunehmen.

Das Endosperm wächst nun durch rasche Teilungen der „Endospermmutterzelle“ zu einem langgestreckten, zunächst großzelligen Körper heran, bei welchem im ersten Stadium deutlich 4 Längsreihen von Zellen unterschieden werden können. Die obersten und untersten derselben zeichnen sich vor den andern aus, indem sie plasmareicher sind, sich stärker färben, dafür aber weniger Vakuolen enthalten. Es ist klar, daß dieses verschiedene Aussehen der Zellen auf die von den Haustorien her erfolgende Nahrungszufuhr zurückzuführen ist; eine solche von den Seiten her ist nämlich von vornherein ausgeschlossen, da die Tapetenschicht mit einer deutlichen Cuticula versehen ist. Ihre Zellen entwickeln während der Nährgewebebildung eine sehr lebhafte Teilungstätigkeit und folgen so dem Endosperm bei seinem Wachstum, verlieren aber schließlich ihren Plasmainhalt, indem sich nach und nach eine große zentrale Vakuole ausbildet. Die Zellen dehnen sich dabei stark, ihre Membranen beginnen in spätern Stadien mehr und mehr zu kollabieren, um schließlich größtenteils zusammengedrückt zu werden.

Gleich nach Entstehung der ersten Endospermzellen geht mit dem Mikropylhaustorium, das, wie wir gesehen haben, einfach den obern Teil des Embryosackes darstellt, eine wichtige Veränderung vor. Es beginnt über der obersten Endospermzelle eine seitliche Ausbuchtung zu treiben in der Richtung gegen die Raphe hin. Diese Ausstülpung oder „Aussackung“, wie sie analog andern Autoren genannt werden kann, verlängert sich in dem Maße, als das Endosperm sich streckt. Man kann dabei aber nicht von einem „immer tiefern Eindringen in das Integumentgewebe“ sprechen, da es sich einfach um eine durch das fortwährende Wachstum der

mittlern Zone der Samenanlage bedingte, immer weitergehende Wegrückung der Aussackungsbasis handelt, die naturgemäß von einer Streckung des Aussackungshalses gefolgt sein muß. Die Spitze verbreitert sich in der Nähe des Leitungsstranges und legt sich diesem auf eine kurze Strecke an (Fig. 25d). Sie ist stark mit Plasma erfüllt, das in dicken Strängen auch den Hals durchzieht. Von den 4 Kernen wandern bald alle vier, bald auch nur drei in dieses „laterale" Haustorium ein und nehmen beträchtlich an Größe zu, erhalten unregelmäßige Umrisse und schnüren sich etwas teilweise ein. Ihre chromatische Substanz nimmt an Masse zu und tritt als größere und kleinere Klumpen im Kern auf. Bleibt ein Kern im „eigentlichen" Mikropylhaustorium zurück, so liegt er gewöhnlich in seinem obern Teil. Dasselbe wird durch die Entwicklung des Endosperms stark umgebogen, dehnt sich jedoch mit den benachbarten Zellen noch etwas. Auf einem Stadium, wie es Fig. 25d repräsentiert, enthält es gewöhnlich nicht mehr viel Plasma; es ist also zu vermuten, daß der Nährstrom von dieser Seite her kein großer mehr sei, besonders, da die Integumentzellen sich bereits entleert haben, und die vom Funiculus abzweigenden leitenden Zellen später ihre Funktion einzustellen scheinen. Intensive Tätigkeit kommt hingegen den beiden andern Haustorien zu, dem lateralen und dem Chalazahaustorium, die lange sehr plasmareich bleiben und als die eigentlichen Leitungsbahnen zum Endosperm aufzufassen sind. — Der Embryo entwickelt sich sehr langsam; während das Nährgewebe in Fig. 25d schon einen ansehnlichen Körper darstellt, ist er kaum über das 16 Zellenstadium hinausgelangt.

12. Euphrasia odontitis L.

Euphrasia odontitis schließt sich, wenn wir von der Entwicklung des Mikropylhaustoriums absehen, eng an *E. Rostkoviana* an. Schon bevor das dicke Integument an der Spitze des Nucellushöckers angelangt ist, teilt sich die subepidermale Archesporzelle in eine axile Reihe von 4 Tochterzellen, aus deren hinterster der Embryosack seinen Ursprung nimmt. Dieser ist auf dem Vierkernstadium noch ziemlich kurz und schmal, streckt sich dann aber beträchtlich und rückt weit in den Mikropylengang hinein, dessen Krümmung erfolgt. Er ist wiederum nur auf einer kurzen Strecke direkt vom Tapetum begrenzt; dieses umgibt in der Region seiner stärksten Entwicklung den Nucellusrest, dessen gestreckte Zellen plasmaarm erscheinen und sich daher von den stark färbbaren Tapetenzellen scharf abheben. Der hintere Teil des Embryosackes ist etwas in den Nucellus eingesenkt und enthält die Antipoden, die in Dreizahl vorhanden sind, doch oft so gelagert erscheinen, daß 1 den hintern, schmälern Teil einnimmt, während 2 davor im sich erweiternden Embryosack liegen. Sie degenerieren indessen rasch und sind, wenn die ersten Endospermzellen auftreten, bereits nicht mehr sichtbar. Es kommt immer ziemlich früh zu einer Verschmelzung der beiden Polkerne in der mittlern Zone des Embryosacks. Durch Teilung des primären Endospermkerns entstehen zunächst zwei Querwände in der obern

Region des Tapetums, wodurch die charakteristische Dreizahl von Endospermzellen abgegliedert wird: eine obere langgestreckte, den größten Teil des Embryosackes einnehmende, eine mittlere niedere und eine untere, ebenfalls verlängerte. Die mittlere ist die „Endospermmutterzelle", aus welcher allein das eigentliche Nährgewebe hervorgeht, während die beiden andern die Funktion von Haustorien übernehmen und keine weitern Zellteilungen mehr eingehen. Das junge Endosperm besteht aus ca. 8—10 Zelllagen zu je 4 Zellen. Diese sind anfangs längsgestreckt, werden dann aber durch fortgesetzte Querteilungen plattenförmig. In spätern Stadien, wenn das

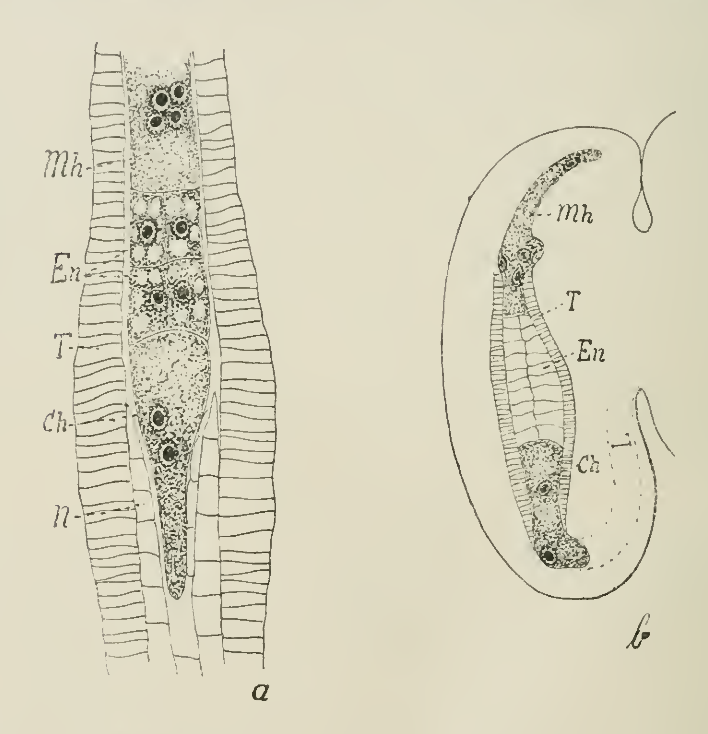


Fig. 26. *Euphrasia odontitis.* a) Unterer Teil des Embryosackes mit 2 Endospermzelllagen. — b) Junger Same. Vergr. a = 400; b = 90.

Nährgewebe zu einem massigen, ovoiden Körper herangewachsen ist, zeichnen sich die unmittelbar an die Haustorien angrenzenden Endospermzellen immer durch ihren größern Plasmagehalt und dadurch bedingte stärkere Färbbarkeit aus, sie nehmen also Nährstoffe aus dem Haustorium auf. Die als Chalazahaustorium funktionierende Zelle verlängert sich nach ihrer Abtrennung rasch in den Nucellusrest hinein und resorbiert ihn vollständig. Sie erweitert sich unterhalb der Tapeten etwas und biegt leicht gegen den Leitungsstrang um. Ihre 2 Kerne liegen in dichtem Plasma eingebettet, vergrößern sich rasch und zeigen ähnliche Hypertrophien wie bei der vorher besprochenen Art. Das Mikropylhaustorium enthält wiederum 4 Kerne,

die anfänglich nahe beieinander liegen, oft sich in einen Haufen vereinigt finden (Fig. 26a), später sich aber in der Zelle verteilen. Diese beginnt alsbald über den obersten Tapetenzellen eine gegen die Raphe zu gerichtete seitliche Ausbuchtung zu treiben, in welche gewöhnlich zwei, manchmal auch drei Kerne hineinwandern (Fig. 26b). Allein während bei *E. Rostkoviana* diese Ausbuchtung immer weiter ins Integumentgewebe eindringt und sich zu einer eigentlichen „Aussackung" entwickelt, bleibt es hier bei diesem ersten Anlauf, so daß man auch in fast völlig entwickelten Samen im plasmareichen Mikropylhaustorium an Stelle des lateralen Haustoriums immer nur eine schwache Anschwellung antrifft.

Die Tapetenschicht, die anfangs aus schmalen, tafelförmigen Zellen besteht, folgt dem Endosperm während der ganzen Entwicklung. Dabei dehnen sich ihre Zellen allmählich und werden vakuolig. Auf der Innenwand tritt immer deutlicher eine Cuticula hervor, welche das Tapetum gegen das Endosperm abschließt. Mit dem Wachstum desselben werden die Tapetenzellen nach und nach zusammengedrückt, behalten indessen lange ihren in spätern Stadien braun sich färbenden Inhalt bei. Das gleiche Schicksal erleiden auch die innersten Schichten des Zwischengewebes, die zwar ziemlich lang sich mit dem Wachstum des Tapetums teilen und zur Zeit der Befruchtung oft ganz ähnliche Ausbildung aufweisen. Gegen die Samenreife tritt auf den Membranen der äußern Schichten ein zierliches, von zarten Verdickungen herrührendes Gitterwerk auf, das sich aber nicht auf die Epidermis erstreckt. Die Zellen der letztern nehmen bedeutend an Größe zu, strecken sich namentlich tangential, wodurch unter eine Epidermiszelle in der Regel mehrere Zwischengewebszellen zu liegen kommen. Oft findet man ihre unverdickten Außenwände tief in das Zelllumen hineinragend, so daß die Samen eine gerippte Oberfläche erhalten.

13. Alectorolophus hirsutus All.

Jedes der beiden Fächer des Fruchtknotens enthält nur eine beschränkte Zahl von Samenanlagen. Die große Archesporzelle (Fig. 27a) wird von einer starken Nucellusschicht bekleidet und zerfällt in 4 Tochterzellen, von denen die letzte den Embryosack liefert, der unter Verdrängung der vordern Tetradenzellen alsbald den Nucellusscheitel durchbricht und mit dem Integument unter leichter Krümmung nach vorn wächst. Schon auf sehr frühen Stadien kann man bemerken, daß die Zellen der innersten Schicht des Integumentes sich vor den übrigen durch regelmäßige Form und dichten protoplasmatischen Inhalt auszeichnen, sich also zu Tapetenzellen differenzieren. Sie begleiten den Embryosack auf seiner ganzen Länge und erreichen in seinem mittlern Teil ihre stärkste Ausbildung, indes sie nach hinten und vorn allmählich kleiner werden und in normale Integumentzellen übergehen (Fig. 28). Die befruchtungsreife Samenanlage ist schwach campylotrop und, wie der ganze Fruchtknoten, infolge einseitigen Wachstums in die Länge und Breite flach zusammengedrückt. Merkwürdigerweise

erlangt der in der mittlern Zone gelegene Teil der Epidermis eine ganz ähnliche Ausbildung wie die Tapetenschicht, indem seine Zellen ebenfalls stark in der Querrichtung gestreckt sind und eben solchen Plasmareichtum aufweisen. Es hängt diese auffallende Erscheinung ohne Zweifel mit dem in dieser Richtung stattfindenden größten Wachstum der Samenanlage zusammen; ich werde im zweiten Teil bei Besprechung der Tapetenschicht im allgemeinen hierauf ausführlich zurückkommen. — Der ausgewachsene Embryosack ist in seinem hintern, schmalen Teile noch von einer Schicht Nucellusgewebe umgeben und enthält hier die Antipoden. Diese scheinen immer nur in Zweizahl vorzukommen und sind hintereinander gelagert, und zwar enthält die vordere 2 Kerne, die hintere immer nur 1. Es ist auffallend, daß sich um die drei Antipodenkerne nur zwei Zellen ent-

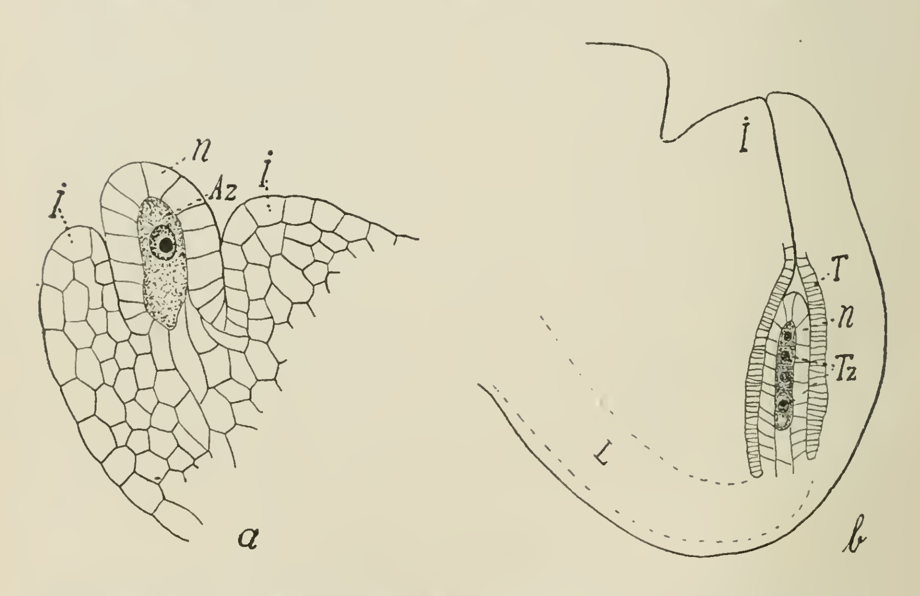


Fig. 27. *Alectorolophus hirsutus.* a) Archesporzelle. — b) Samenanlage mit Tetraden. — Vergr. a = 400; b = 210.

wickeln; soviel mir bekannt ist, findet sich dieses Phänomen sonst nirgends. Zwar geben Hofmeister (35) und Meier (52) für *Viscum album* 0—3 Gegenfüßlerinnen an, doch sind diese Befunde als Ausnahmefälle zu betrachten. — Die beiden Polkerne vereinigen sich sehr früh zu einem auffallend großen primären Endospermkern, der sich dem Eiapparat dicht anlegt (Fig. 28). Die Eizelle überragt die beiden Synergiden, deren Kerne einen Nucleolus nicht erkennen lassen und gegen die Ansatzstelle zu gelagert sind, um eine kurze Strecke und enthält in ihrem dichten Plasma einen ziemlich chromatinreichen Kern mit deutlichem Nucleolus.

Die Anlage der „Endospermmutterzelle" erfolgt durch zwei rasch aufeinander folgende Querteilungen im obern Ende des Embryosackes, nur wenig unterhalb des Eiapparates. Aus ihr entwickeln

sich durch weitere Längs- und hauptsächlich Querteilungen 4 regelmäßige Zellreihen aus etwa 10 Zellen, die ziemlich beträchtlichen Umfang erreichen und große Vakuolen aufweisen; sie sind mehr in der Querrichtung gestreckt (Fig. 29). Bald treten neue Längs- und auch Querteilungen auf, die einen ovoiden Endospermkörper zustande bringen. Doch auch die oberste der drei ersten Endospermzellen, welche ihrer Lage nach der Mikropylhaustorialzelle der vorhergehenden Gattung entspricht, geht noch eine Teilung, und zwar eine Längsteilung, ein, durch welche sie in zwei längliche

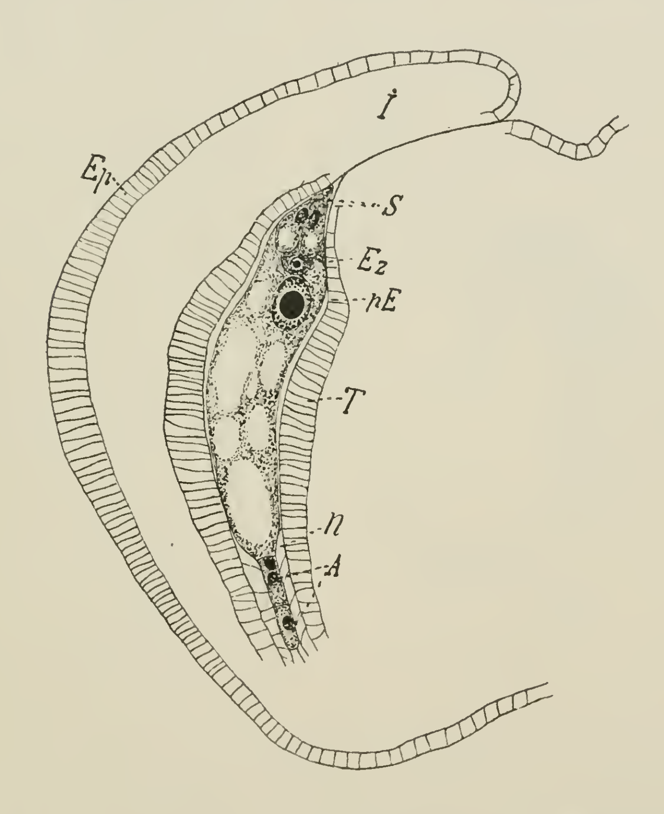


Fig. 28. Embryosack zur Zeit der Befruchtung. — Vergr. 210.

Zellen zerfällt, deren jede infolge nochmaliger Kernteilung — wohl mitotischer, wie mit ziemlicher Sicherheit angenommen werden kann — 2 Kerne erhält. Die der Raphe zugekehrte Zelle fängt an, direkt über den Tapeten eine seitliche Ausbuchtung in der Richtung gegen den Funiculus zu treiben (Fig. 29). Dieselbe dringt immer tiefer in das Gewebe ein und langt schließlich am Hilus an, wo sie sich plötzlich baumartig zu verzweigen beginnt (Fig. 30). Mit dem Vordringen der Aussackung wandert auch der eine Kern der Zelle in das Haustorium ein, denn ein solches haben wir unzweifelhaft vor uns, während der andere noch eine Zeitlang zurückbleibt, ihm

dann aber auch folgt. Die beiden Mikropylhaustorialzellen unterscheiden sich aber nicht bloß hinsichtlich ihrer Form, sondern auch in Bezug auf ihren Inhalt. Während die unverändert gebliebene, der Raphe abgewendete Zelle große Vakuolen und mäßig viel Plasma enthält, ist die seitlich ausgebrochene dicht mit stark färbbarem Plasma erfüllt. Ihre Kerne nehmen immer mehr an Größe zu, strecken sich stark in die Länge und zeigen alle Anzeichen einer intensiven Hypertrophie. Der Nucleolus nimmt langgestreckte Form an, treibt kurze, lappenartige Fortsätze und schnürt sich teilweise ein, so daß er nicht selten in mehrere Stücke zerfällt. Ein von diesem wesentlich verschiedenes Bild bieten die in der andern Zelle zurückgebliebenen Kerne dar, wenigstens noch eine Zeit lang. Sie kommen den erstern an Größe bei weitem nicht nach. Doch bald tritt ein ebenso merkwürdiger, als für das Phänomen der Entstehung mehrkerniger Haustorien charakteristischer Vorgang ein: die Trennungsmembran der beiden Haustorialzellen wird in ihrem obern Teil durchbrochen, und unmittelbar darauf wandert der eine Kern der äußern Zelle in die andere und damit in die Aussackung hinüber (Fig. 31). Offenbar ist diese Auflösung der Membran eine Folge der durch die Aussackung vermittelten reichen Nahrungszufuhr. Man könnte sich denken, daß diese einen Reiz auch auf das Protoplasma der benachbarten Zelle ausübe und dieses zu einem Vordringen in dieser Richtung und Auflösen der dünnen trennenden Wand anrege. Daß die Durchbrechung einfach eine mechanische, durch einen aus der äußern in die innere Zelle auswandernden Kern verursacht sei, scheint mir nicht wahrscheinlich, da die Durchbruchsöffnung bedeutend größer ist, als der Durchmesser der Kerne. Gewöhnlich wandern nur 3 Kerne in das laterale Haustorium ein, die zwei der innern und einer von der äußern Zelle, und verteilen sich in demselben, doch meist so, daß sie nach und nach in die Nähe des Hilus zu liegen kommen. Dabei werden sie immer stärker hypertrophiert und verlieren ihre scharfen Umrisse; der Nucleolus zerfällt in mehrere Stücke, ebenso die chromatische Substanz, so daß es oft den Anschein erweckt, als ob mehrere Kerne beieinander liegen würden. Auf diesen spätern Stadien zeigt auch die vorher stark vakuolige äußere Haustorialzelle wieder mehr Plasma, ein Zeichen, daß der Nährstrom nun wieder reichlich hindurchfließt.

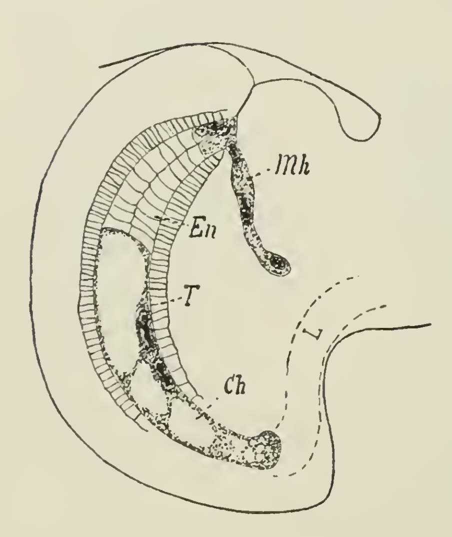


Fig. 29. *Alectorolophus hirsutus.* Samenanlage mit jungem Endosperm. Vergr. 90.

Kehren wir nochmals zu der untern der drei ersten Endospermzellen zurück! Wie wir gesehen haben, wird die eigentliche „Endospermmutterzelle“ verhältnismäßig weit oben gebildet, so daß die unterste Zelle mehr als die Hälfte des Embryosackes einnimmt. Sie verbreitert sich mit dem Wachstum des Endosperms und dehnt sich auch beträchtlich in die Länge. Doch ist diese Streckung nicht etwa so aufzufassen, als ob diese Zelle, oder sagen wir kurz das Chalazahaustorium, denn ein solches haben wir vor uns, immer tiefer in das Chalazagewebe eindringt. Vielmehr zeigen Messungen ganz genau, daß der Abstand zwischen der Chalazahaustorialzelle und dem Chalazaende der Samenanlage immer derselbe bleibt (vgl. die Fig. 29 und 30). Eine solche Verlängerung des Haustoriums war auch von Anfang an zu erwarten, da dasselbe ja bei seiner Abtrennung vom obern Teil des Embryosackes auf eine weite Strecke von typischen Tapetenzellen begrenzt wird, die erst weiter unten allmählich in gewöhnliche Zellen übergehen. Ein kurzes Vorstoßen in das Chalazagewebe findet zwar zu Anfang der Entwickelung statt: dabei wird der Nucellusrest mit den degenerierten Antipoden aufgelöst. Öfters konnte ich aber auf späten Stadien bemerken, daß dieser als Rudiment vorhanden war, ja sogar die Antipoden noch erkennen ließ, dann aber immer frei in das Haustorium hineinragte, indes dieses ringsum bis zu seiner Basis vorgedrungen war und ihn dadurch isoliert hatte. Seine Zellen zeigten alsdann Verholzung der Membranen. Die zwei Kerne des Chalazahaustoriums haben ganz ähnliches Aussehen, wie diejenigen der Mikropylzellen und liegen in der Regel in der mittlern Gegend der Innenwand an (Fig. 30 und Fig. 9 Taf. I/II). Das Plasma durchzieht die in spätern Stadien äußerst langgestreckte, stark gekrümmte Zelle in wenigen dicken Strängen, dazwischen große Safträume übrig lassend. Dieser Teil des Embryosackes bleibt gegenüber dem das Nährgewebe enthaltenden bedeutend schmäler.

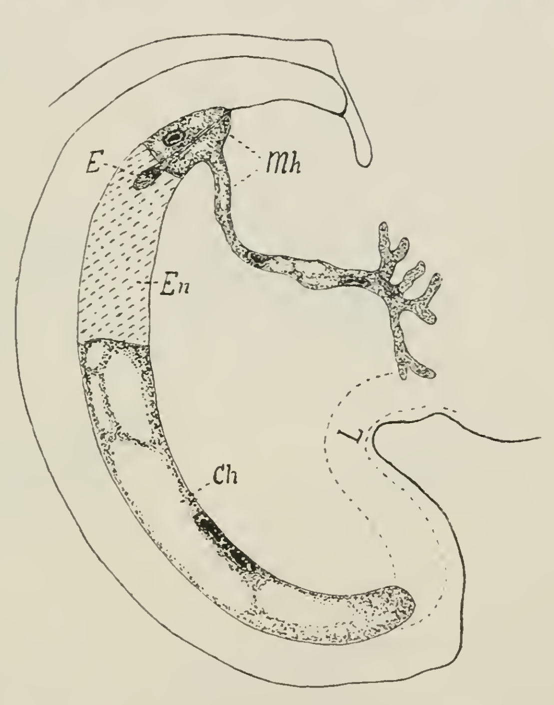


Fig. 30. *Alectorolophus hirsutus.* Junger Same mit Endosperm und Haustorien. Vergr. 90.

Die Entwicklung des Integuments vollzieht sich auf ziemlich einfache Weise. Dasselbe besteht zur Zeit der Befruchtung an seiner breitesten Stelle aus ca. 8 Zellreihen: die äußere und die innere Epidermis (Tapetum) zeigen in der mittlern Region die oben beschriebene charakteristische Ausbildung. Hier ist es auch, wo nun die Teilungen mit größter Lebhaftigkeit einsetzen, während sie in der Mikropyl- und Chalazagegend kaum sich spürbar machen. Die Samenknospe weist also eine in der Gegend der größten Krümmung gelegene Zone des stärksten Wachstums und zwei an den beiden Enden befindliche „tote Punkte" auf. Eine Folge dieser Erscheinung ist, daß sie sich immer mehr nach außen krümmt und die beiden Enden gegen den Placentawulst drückt, so daß schließlich das Chalazahaustorium fast rechtwinklig umgeknickt erscheint.

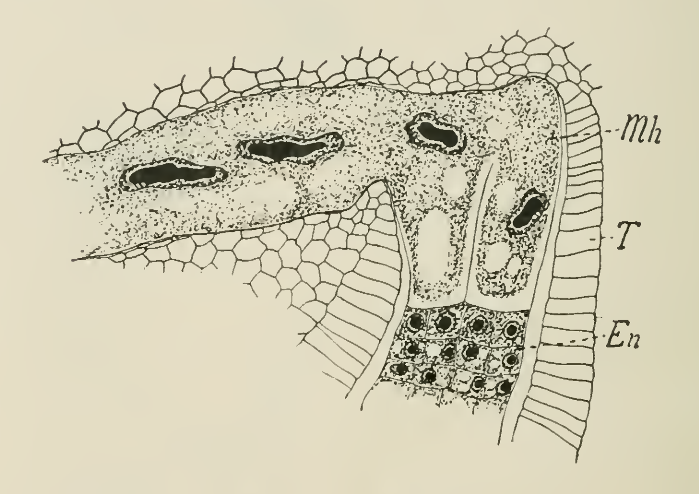


Fig. 31. *Alectorolophus hirsutus.* — Mikropylpartie des Endosperms mit Haustoriumbasis. — Vergr. 400.

Dabei nehmen die anfangs quer zur Längsachse der Samenanlage gestreckten Tapeten- und Epidermiszellen mehr und mehr wieder kubische Gestalt an; erstere beginnen allmählich zusammengedrückt zu werden. Da das Wachstum hauptsächlich in die Länge erfolgt, nimmt der Same gegen die Reife die für *Alectorolophus* charakteristische flach zusammengedrückte oder, wenn man will, geflügelte Form an.

Der Embryo entwickelt sich sehr langsam. Auf einem Stadium, wo bereits 18 Endospermzelllagen gezählt werden konnten, war der verlängerte Embryoschlauch noch immer ungeteilt, und im ältesten Stadium, das ich beobachten konnte, betrug die Zellenzahl des kugeligen Körpers erst etwa 30—40.

14. Alectorolophus minor (Ehrh.) Wimm.

Der Embryosack von *A. minor* gleicht in seiner Entstehungsweise und Form vollkommen der vorigen Art. Seine vordere Hälfte

ist leicht der Raphe zugekrümmt und enthält den wohlausgebildeten Eiapparat, dessen Synergiden an der Spitze je eine große Vakuole aufweisen. Unmittelbar in der Nähe der Eizelle kann man den mächtigen primären Endospermkern mit seinem ebenfalls großen Nucleolus beobachten, der aus der Verschmelzung der Polkerne hervorgegangen ist und schon früh nach oben wanderte. Der hintere Teil des Embryosackes wird noch von einer Nucellusschicht, deren

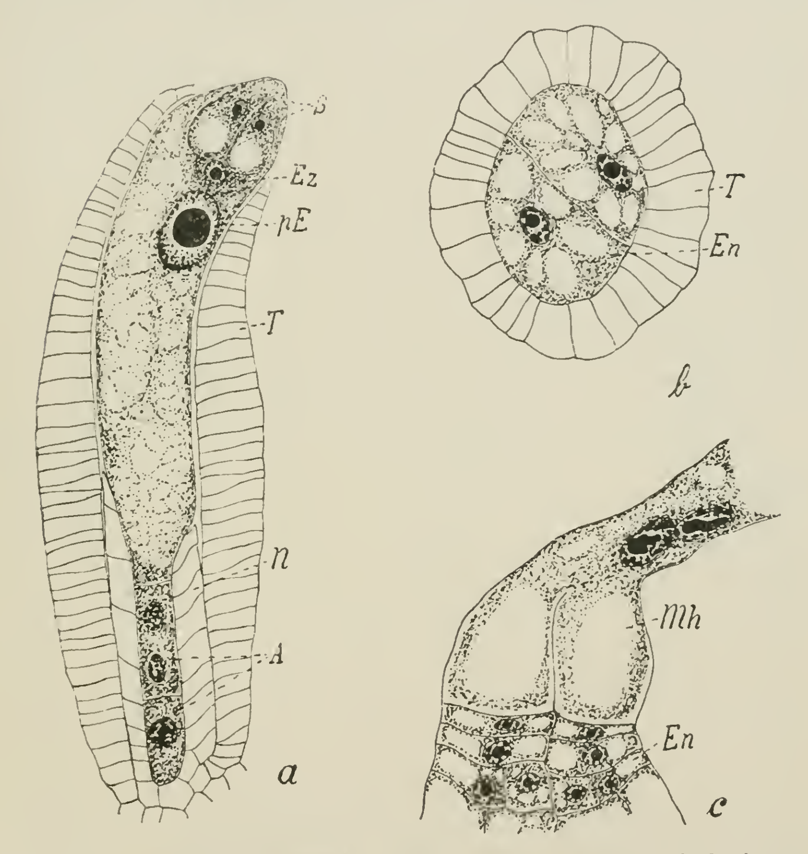


Fig. 32. *Alectorolophus minor.* a) Embryosack zur Zeit der Befruchtung. b) Querschnitt durch das junge Endosperm. — c) Mikropylpartie des Endosperms mit Haustoriumbasis. — Vergr. 400.

Zellen sich mehr oder weniger in Degeneration befinden, umgeben und erscheint daher bedeutend schmäler. Auch hier konnte ich immer nur zwei hintereinander gelagerte Antipoden von gestreckter Form und ziemlich dichtem Inhalt beobachten, deren vordere 2 Kerne enthielt. Diese, sowie auch der Kern der hintern Antipode, haben immer etwas hypertrophiertes Aussehen, ihre chromatische Substanz liegt in ziemlich groben Klumpen, indes der Nucleolus oft kaum wahrgenommen werden kann (Fig. 32 a). Man könnte leicht versucht sein, den in dieser Weise ausgebildeten Antipoden eine stoffleitende

„Funktion“ zuzuschreiben. Daß die Stoffzuleitung von der Chalaza her durch sie erfolge, wird wohl nicht bestritten werden können und gilt jedenfalls für die große Mehrzahl der Gegenfüßlerinnen. Es ist aber damit keineswegs gesagt, daß nun die Antipoden mit einer besondern „Funktion“ betraut seien. Die Form und Lagerungsweise ist eine Folge des Vorhandenseins der Nucellusschicht, sie richtet sich nach dem zur Verfügung stehenden Platz, wie das auch bei *Euphrasia odontitis* deutlich zu Tage tritt, wo oft 2 Antipoden nebeneinander, die dritte dagegen dahinter, im schmälern Ende des Embryosackes liegt. Gegen eine solche „ernährungsphysiologische Funktion“ spricht auch die rasche Degeneration der Antipoden nach der Befruchtung, die zwar meist zu keinem vollständigen Verschwinden derselben führt; vielmehr können sie noch in relativ späten Stadien bemerkt werden, doch hängt dies mit dem langen Erhaltenbleiben des Nucellusrestes zusammen, der als kurzer, stark zerdrückter und degenerierter Gewebepfropfen in das Chalazahaustorium hineinragt. — Fast die ganze Länge des Embryosackes ist vom gut ausgebildeten Tapetum bekleidet, dessen Zellen in der mittleren Region am stärksten quer gestreckt sind. Schon auf sehr frühen Stadien, wenn sich erst die Tetradenzellen gebildet haben, kann eine schwache Cutinisierung ihrer inneren, an den Embryosack angrenzenden Wand bemerkt werden, die in der Folge noch deutlicher hervortritt.

Die Anlage des Endosperms erfolgt in genau gleicher Weise wie bei *A. hirsutus;* die ersten Zelllagen treten im oberen Teil des Embryosackes auf, indes der weitaus größere untere zellenleer bleibt, der kleine oberste noch eine Längsteilung erfährt (Fig. 33). Gleichzeitig mit den zunehmenden Längs- und Querteilungen wölbt sich der Endospermkörper mehr und mehr nach außen und hebt sich als bauchige Anschwellung vom übrigen Teil des Embryosackes ab. Wiederum bezeichnet die Lage des Tapetums die Zone des größten Wachstums der Samenanlage. Die Tapetenschicht teilt sich sehr intensiv rings um das Endosperm und auch noch da, wo es den zellenleeren unteren Teil umgibt. Doch erlischt die Teilungsfähigkeit der Zellen gegen die beiden Enden fortwährend, und nur die in der Mitte neu eingeschobenen vermögen sich weiter zu teilen, indes die übrigen nur noch ihr Volumen vergrößern und das Plasma auf einen dünnen Wandbeleg zurückdrängen. Auch die übrigen Zellen des Integuments der mittlern Zone beteiligen sich durch Teilung am weitern Wachstum. Nach und nach beginnen aber die Zellen der unmittelbar unter der Epidermis gelegenen Schichten sich zu dehnen und ihre Teilungstätigkeit einzustellen, während die Epidermis selber und die innern Integumentzellen immer noch neue Teilungen eingehen. Das Aussehen der verschiedenen Zellschichten ändert sich dabei mehr und mehr. Zu innerst haben wir die plasmareichen, stark färbbaren Tapetenzellen; daran stoßen mehrere Schichten des Zwischengewebes, die ähnlichen Inhalt zeigen und sich mit den Tapetenzellen teilen, nach außen aber allmählich in gedehnte Zellen übergehen; und an der Peripherie finden wir die sich ebenfalls teilende Epidermis. Auch in der Verteilung der Stärke tritt diese Differenzierung der Schichten klar zu Tage; die größten und

zahlreichsten Stärkekörner finden sich in den Zellen direkt unter der Epidermis, nach innen nehmen sie immer mehr ab, so daß die Tapetenschicht und 1—3 unmittelbar angrenzende Zwischengewebsschichten keine oder wenigstens nur vereinzelte kleine Stärkekörner enthalten. Auf spätern Stadien werden die Zellen des Tapetums zusammengedrückt, auch die des Zwischengewebes kollabieren und weichen dem vordringenden Endosperm. Auch hier entsteht infolge einseitigen Wachstums ein flach zusammengedrückter, geflügelter Samen. Da das Wachstum immer in einer mittlern Zone erfolgt, Mikropyl- und Chalazaende dagegen fest mit dem Hilus verbunden bleiben und sich wenig strecken, muß wieder jene charakteristische

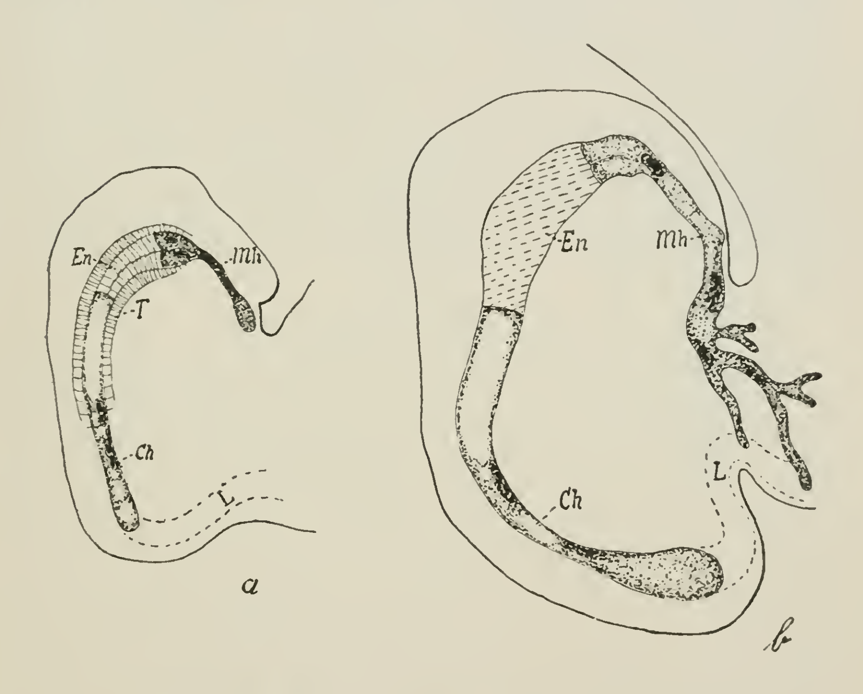


Fig. 33. *Alectorolophus minor.* a. Samenanlage mit jungem Endosperm. — b. Samenanlage auf älterem Stadium. — Vergr. 90.

Krümmung eintreten, die den Embryosack unten fast rechtwinklig abknickt, so daß schließlich Mikropyl- und Chalazahaustorium teilweise parallel zueinander verlaufen (Fig. 33b).

Besondere Aufmerksamkeit verdient wiederum die Ausbildung der Haustorien an den beiden Enden des Embryosackes. Wie wir gesehen haben, sind im obersten Teil, über dem eigentlichen Endosperm zwei Zellen angelegt worden, die sich durch beträchtliche Größe vor den Nährgewebszellen auszeichnen und von denen jede zwei Kerne enthält; es sind zwei Haustorialzellen. Anstatt daß nun aber, wie bei *A. hirsutus*, die innere derselben eine seitliche Aussackung treibt, stoßen beide unter Auflösung des vordern Teils

ihrer Trennungswand nach vorn in die Mikropyle vor und dringen bis ganz oder fast ganz an die Oberfläche (Fig. 32c, 33b). Dort biegt das Haustorium jedoch plötzlich unter einem stumpfen Winkel um und dringt zum Hilus vor, dem es noch eine Zeitlang folgt, um sich dann in eine Anzahl gabeliger Äste aufzulösen, die in das zarte Gewebe der Placenta eindringen und reichlich Nahrung aufnehmen (Fig. 33b). Mit dem Vordringen des Haustoriums vergrößern sich auch die Kerne mehr und mehr und wandern successive in die Aussackung ein. Ihre Nukleolen nehmen dabei stark an Länge zu, schnüren sich ein und zerfallen in mehrere Stücke. Auch die chromatische Substanz zeigt starke Spuren der Hypertrophie; sie nimmt grobe Struktur an, zerfällt in größere Klumpen, die unregelmäßig verteilt liegen. Die Kernmembran wird oft sehr undeutlich. — Das Chalazahaustorium dringt nicht weit in das Gewebe ein, nur bis etwas unter die Nucellusbasis. Die ganze weitere Verlängerung beruht einfach auf einer Streckung in seinem obern Teil, wo es noch von Tapetenzellen begrenzt wird. Früh treten große Safträume auf, zwischen denen dicke Plasmastränge verlaufen. Die Kerne verhalten sich ähnlich wie die des Mikropylhaustoriums, d. h. sie nehmen ebenfalls stark hypertrophierte Gestalt an.

15. Pedicularis palustris L.

Die Gattung *Pedicularis* wurde um die Mitte des vorigen Jahrhunderts mehrmals eingehend auf ihre Entwicklungsgeschichte hin untersucht. Schacht (62) entdeckte 1850 in der vielen Rhinantheen eigentümlichen vordern Aussackung die Umwandlung von Plasmasträngen in Cellulosebalken. Er beschäftigte sich auch mit der Entwicklungsgeschichte und verfolgte namentlich die Bildung der Haustorien und des Endosperms, dessen Entstehung aus der mittlern Zone des Embryosacks er richtig erkannte. Auch Hofmeister (33, 35) gibt ziemlich ausführliche Angaben, von denen jedoch einige, wie auch solche Schachts der Berichtigung bedürfen. Th. Deeke (15) machte als Anhänger der Schleiden-Schachtschen Schule 1855 noch einen letzten Versuch, den für *Pedicularis* und andere Rinantheen charakteristischen langen Vorkeim als vom Pollenschlauch herstammend zu erklären, doch natürlich ohne Erfolg. In einer spätern Abhandlung hat Schacht (1863) den Vorgang der Umwandlung des Plasmas der vordern Aussackung nochmals sehr eingehend studiert; seine Angaben sind von Tischler (78) größtenteils bestätigt worden. Auch Balicka-Iwanowska hat in ihrer Arbeit *Pedicularis* als Untersuchungsobjekt gewählt, sich jedoch nur mit den Haustorien und der Tapetenschicht einläßlich abgegeben. Eine vollständige Darstellung aller Entwicklungsstufen fehlte auch bei dieser Gattung noch.

Es ist mit ziemlicher Schwierigkeit verbunden, durch den Fruchtknoten von *Pedicularis palustris* gute, brauchbare Schnittserien zu bekommen, da die schwach campylotropen Samenanlagen eine unregelmäßige Lagerung zeigen, so daß man nur selten eine

Samenknospe im Medianschnitte trifft. In ganz jungen Blütenknospen findet man die Nucellushöcker als schwache Wülste auf der Placenta sitzend, die sich immer mehr vorwölben und die charakteristische Krümmung annehmen. Auf Längsschnitten bestehen dieselben meist aus einer etwas regelmäßigern epidermalen Schicht und drei subepidermalen axilen Zellreihen. Gewöhnlich zeichnet sich die vorderste, also unmittelbar unter der Epidermis gelegene Zelle der mittlern Reihe früh durch ihre Größe, stärkere Färbbarkeit und umfangreichern Kern und Nucleolus vor den

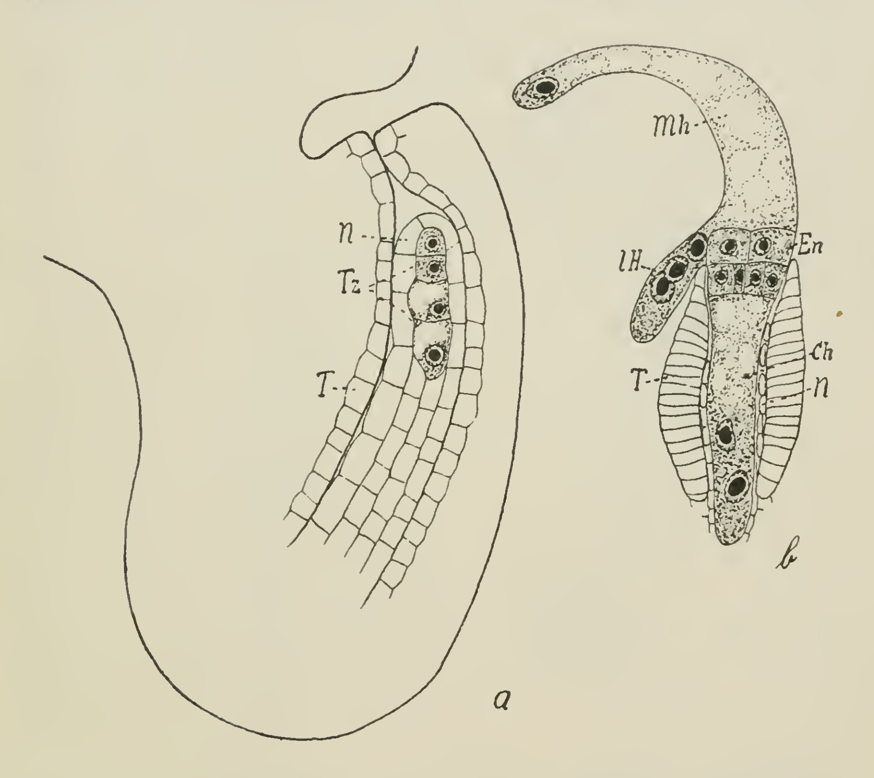


Fig. 34. *Pedicularis palustris.* a) Samenanlage mit Tetraden. — b) Embryosack mit jungem Endosperm und Beginn der „Aussackung". — Vergr. a = 400; b = 210.

übrigen aus; es ist die Archesporzelle. Nicht selten kann man aber beobachten, daß noch 1 oder 2 neben oder schief hinter ihr gelegene, ebenfalls subepidermale Zellen ganz ähnliche Ausbildung erreichen; ohne Zweifel sind sie auch als Archesporzellen aufzufassen. Doch entwickelt sich immer nur eine derselben weiter, indem sie sich zu strecken beginnt und durch zweimalige Teilung in die charakteristischen 4 hintereinander gelagerten Tetradenzellen zerfällt. Die hinterste derselben beginnt nach vorn zu wachsen und die vordern Schwesterzellen und nach und nach auch die Nucellusschicht zu zerdrücken und sich zum Embryosack auszubilden. Dieser

folgt der Krümmung des Integuments, die bald stärker, bald schwächer erscheint, und liegt mit seinem vordern Ende nur wenig vom Mikropyleingang entfernt. Das ganze Längenwachstum der Samenanlage erfolgt wieder in einer deutlich hervortretenden, durch die Tapetenschicht angedeuteten Zone. Während man anfangs nur wenige Tapetenzellen zählen kann, nimmt die Zahl derselben rasch zu. Zugleich treten auch starke Formveränderungen auf: die in jungen Stadien kubischen Zellen werden mehr und mehr quergestreckt, tafelförmig und erreichen ihre stärkste Ausbildung nicht etwa um den mittlern Teil des Embryosackes, wie man vermuten könnte, sondern, was auch Balicka-Iwanowska (5) angibt, um den Nucellusrest, dessen Zellen sich ziemlich in die Länge gestreckt haben. Was sich hingegen Balicka-Iwanowska vorstellt, wenn sie von der Lage des Tapetums zum Nucellusrest sagt (S. 57): „c'est donc pour servir d'intermédiaire à sa nutrition qu'ils semblent déstinés", darüber konnte ich nicht klar werden. Wozu braucht der Nucellusrest noch besondere Zellen für seine Ernährung, wenn der Nährstrom so wie so schon durch ihn seinen Weg nimmt? Und zudem verschwindet er ja bald nach der Befruchtung, während die Tapetenzellen noch lange erhalten bleiben. Tatsache ist, daß diese hauptsächlich den Nucellusrest umschließen und nur mit einem ganz kleinen Teil des Embryosackes direkt in Berührung stehen, und daß ferner auf der Innenseite der Tapeten schon eine deutliche Cuticula ausgebildet ist. Ich möchte diese Tatsachen besonders hervorheben, da sie mir für die später zu besprechenden Theorien über die Funktion dieser Schicht von größter Wichtigkeit erscheinen. — Für die Verschmelzung der Polkerne scheint keine Regel zu gelten. Es ist auffallend, daß dieselben in

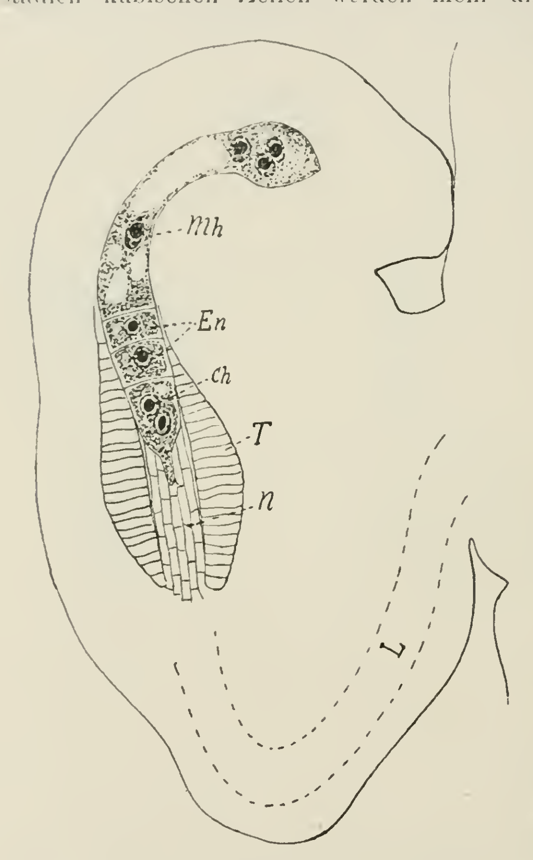


Fig. 35. *Pedicularis palustris.* Samenanlage kurz nach der Befruchtung. — Vergr. 210.

allen Teilen des Embryosacks sich vereinigen, bald oben, bald in der Mitte, bald unten. Merkwürdig ist das Verhalten, wo der obere Polkern zum untern hinabwandert, der primäre Endospermkern also in der Nähe der Antipoden gebildet wird und dann die ganze Strecke bis zur Eizelle zurücklegen muß. Die gleiche Erscheinung beschreibt Holferty (37) für *Potamogeton natans,* wo die Polkerne immer am antipodialen Ende sich vereinigen. Der häufigste Fall scheint bei *Pedicularis palustris* immerhin der zu sein, da sie in der mittlern Gegend zusammentreffen. Sie unterscheiden sich schon, während sie noch an den beiden Enden liegen, durch ihre Größe von den übrigen Embryosackkernen, ebenso durch den umfangreichern Nucleolus. Bei der Verschmelzung legen sie sich dicht

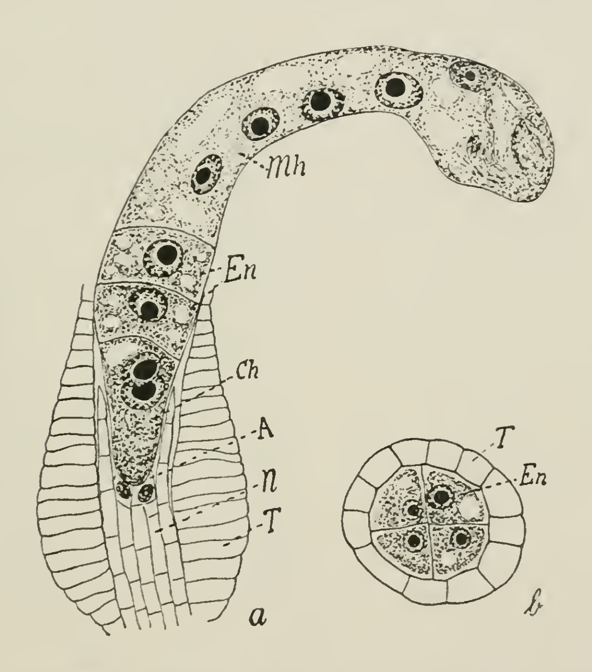


Fig. 36. *Pedicularis palustris.* a) Embryosack kurz nach der Befruchtung. — b) Junges Endosperm im Querschnitt. — Vergr. a, b = 400.

aneinander und platten sich ab, wobei nach und nach die trennende Kernwand aufgelöst wird. Die beiden Nucleolen bleiben noch eine kurze Zeit getrennt, fließen dann langsam zusammen und nehmen die Form einer 8 an, aus der schließlich ein ellipsoides, großes Kernkörperchen hervorgeht, das meist in dieser Gestalt verbleibt. Die chromatische Substanz ist gewöhnlich nur schwach färbbar und tritt kaum aus dem stark tingierbaren Plasma hervor. Nach seiner Entstehung wandert der primäre Endospermkern stets in die Nähe der Eizelle, um sich dort mit dem Spermakern zu vereinigen. — Besonderer Erwähnung bedürfen die Antipoden dieser Pflanze, da sie in letzter Zeit zu verschiedenen Erörterungen Anlaß gegeben

haben, die unbedingt auf falscher Basis ruhen; ich werde im 2. Teil darauf zu sprechen kommen. Die Antipodenzellen kommen stets in Dreizahl vor und erreichen nie beträchtliche Größe. Bilder, wie die Fig. 34 Taf. VII/VIII bei Balicka-Iwanowska (5) sind durchaus typisch vor und zur Zeit der Befruchtung. Wenn aber Balicka-Iwanowska sagt, die Antipoden „persistent jusqu'à la formation complète du haustorium chalazien" (S. 59), so kann ich ihr nicht beistimmen. Wie aus Fig. 35 ganz deutlich hervorgeht, sind dieselben bereits vollständig verschwunden, und zwar auf einem Stadium, wo das Chalazahaustorium sich erst in den Nucellusrest einzusenken beginnt. In einigen Fällen konnte ich sie noch vorfinden, allerdings schon stark degeneriert, wenn das Endosperm schon zweizellig war (Fig. 36a). Daß sie aber noch sichtbar seien, wenn das Chalazahaustorium bereits den ganzen Nucellusrest aufgelöst hat und bis zum Chalazagewebe vorgedrungen ist, muß ich entschieden bestreiten. Lötscher (49) stützt sich ebenfalls auf das oben angeführte Citat Balicka-Iwanowskas und verweist auch auf Fig. 35 ihrer Arbeit, wo unter dem bereits in das Chalazagewebe eingedrungenen Haustorium noch eine Plasmamasse mit 3 undeutlichen Kernen abgebildet ist, die Lötscher wahrscheinlich als Antipodenkerne auffaßt, obgleich Balicka-Iwanowska sie nirgends näher bezeichnet. Es müßte, wenn die Autorin wirklich noch Antipoden auf diesem Stadium gesehen hat, angenommen werden, daß sie vom Haustorium dort hinabgedrängt worden seien. Ich meinerseits konnte dies nie beobachten und muß daher die „Funktion", die Lötscher den Antipoden zuschreibt, von der Hand weisen (s. 2. Teil).

Die Teilung des primären Endospermkerns erfolgt im untern Teil des Embryosackes und ist, wie überall bei den Scrophulariaceen, von einer Zellteilung gefolgt. Die ersten Teilungen folgen sich so rasch, daß es mir leider nicht möglich war, alle aufeinander folgenden Stufen zu bekommen. Eine Vergleichung der Fig. 10 Taf. I/II mit Fig. 35 oder 36a läßt aber mit ziemlicher Sicherheit folgende Teilungsschritte vermuten: Auf die erste Querwandbildung folgt in jeder Zelle eine neue Kernteilung, von denen aber nur die eine, wahrscheinlich die untere, von einer Zellteilung begleitet ist (Fig. 10 Taf. I/II). Wir hätten also dann eine mittlere, etwa so lange als breite Zelle, die „Endospermmutterzelle" Hofmeisters, darüber eine große Zelle mit 2 Kernen und darunter eine kleinere mit 1 Kern. Dieses Stadium konnte nicht gefunden werden, darf aber im Hinblick auf die folgenden Bilder und die Teilungsfiguren von *Euphrasia Rostkoviana* angenommen werden. Die dritte Teilung läßt aus der mittlern Zelle deren 2 entstehen, wird aber weder in der obern, noch in der untern von einer Wandbildung gefolgt, sodaß wir alsdann in der Mikropylzelle 4, in der Chalazazelle 2 Kerne antreffen (Fig. 35 und 36a). Die 4 Kerne der obersten Zelle nehmen sehr verschiedene Lage ein, wie aus den Figuren hervorgeht und unterscheiden sich kaum von denjenigen der zwei eigentlichen Endospermzellen. Diese teilen sich alsbald durch zwei senkrecht aufeinander stehende Längswände in je 4 Zellen von sehr regelmäßiger

Form und dichtem, stark färbbarem Plasma (Fig. 36b). In der Folge verhalten sich jedoch die beiden Lagen verschieden. Während nämlich die Zellen der untern Etage eine nochmalige Längsteilung eingehen, sodaß 8 entstehen (Fig. 34b), beginnen sich die 4 obern mehr und mehr zu strecken, Vakuolen treten auf, vergrößern sich und vereinigen sich schließlich zu einem einzigen großen Saftraum, der das Plasma mit dem Kern auf einen dünnen Wandbeleg zurückdrängt. Dieselbe Erscheinung wiederholt sich, doch in etwas schwächerem Maße, auch in der untern Etage (Fig. 37b). Infolge dieses Streckungsvorganges, der einen Stillstand in den Teilungen

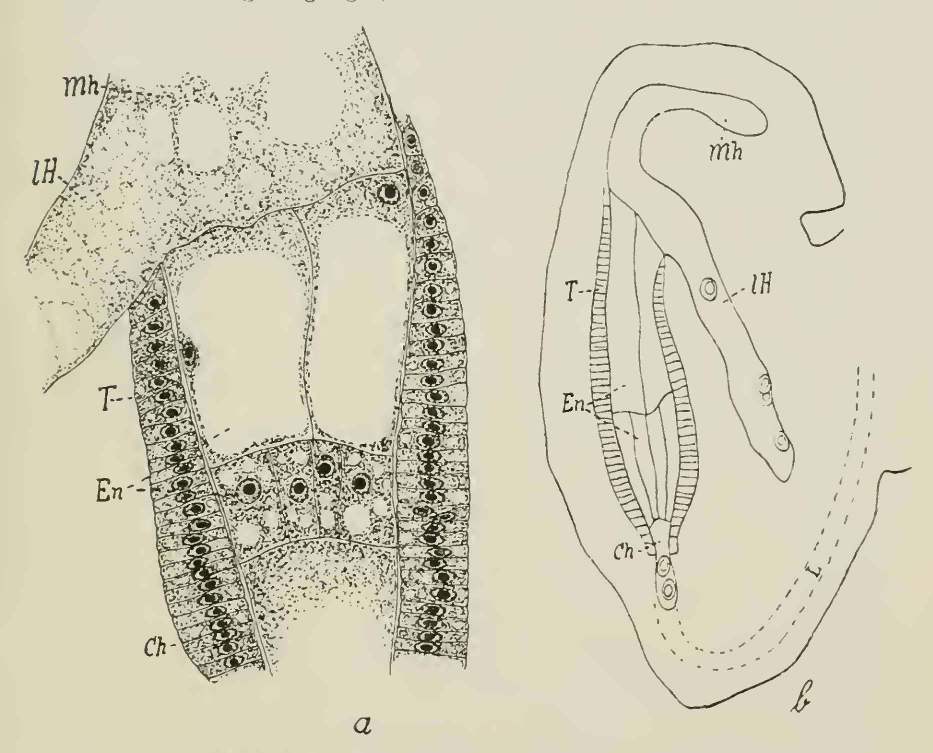


Fig. 37. *Pedicularis palustris.* a) Endosperm in 2 Etagen, wovon die obere gestreckt. — b) Samenanlage mit jungem Endosperm und Haustorien. — Vergr. a = 400; b = 125.

repräsentiert, setzt sich das Nährgewebe während längerer Zeit aus nur 12 Zellen (8 + 4) zusammen. Freilich treten auch etwa Abweichungen von diesem Teilungsmodus auf; so konnte ich eine Dreiteilung des Embryosackes beobachten, in welcher die oberste und unterste Zelle je 2 Kerne enthielt, die mittlere, eigentliche „Endospermmutterzelle" aber durch eine Längswand gespalten war. Auch kann vor der Streckung der beiden Zelllagen etwa noch eine weitere Längsteilung stattfinden, sodaß alsdann in der untern Etage 16, in der obern 8 Zellen zu finden sind. Es wurden auch Fälle wahrgenommen, wo beide Etagen aus gleich vielen Zellen zusammengesetzt

waren, nämlich jede aus 8. Es mögen noch einige wenige Fälle erwähnt werden, wo nur eine einzige Zelllage aus 4 Zellen sich vorfand.[1])

Die weitere Entwicklung des aus zwei Zelllagen zusammengesetzten Endosperms gestaltet sich in der Regel so, daß zuerst neue Längsteilungen auftreten. Dieselben sind aber oft nicht mehr simultan in den Zellen ein und derselben Lage, sondern sie erfolgen häufig nur in der einen Hälfte, während sie in der andern noch unterbleiben, sodaß man auf Querschnitten zur einen Seite der ersten Längswand 4, zur andern 8 Zellen antrifft, auch etwa 6 und 8 oder noch andere Zahlen (Fig. 38a, b, c). Manchmal erfolgen die Teilungen ziemlich unregelmäßig, namentlich, wenn die zwei Zelllagen schon stark gestreckt und das Plasma ihrer Zellen nur noch einen kleinen Raum einnimmt. Ist die Streckung der Zellen hingegen keine starke und enthalten sie noch viel Plasma, so kann in der untern Etage etwa noch eine Querteilung aller Zellen erfolgen, sodaß alsdann 3 Zelllagen über einander entstehen. Die weitern Teilungen sind schwierig zu verfolgen und scheinen mehr und mehr unregelmäßig von statten zu gehen. Dabei ändert sich auch das Bild der Nährgewebszellen wieder; die auf dem Zweietagenstadium stark gedehnten und plasmaleeren Zellen nehmen durch die fortgesetzten Teilungen an Lumen wieder ab, an Plasmagehalt dagegen zu. Das ganze Gewebe bildet sich zu einem massigen, ovoiden Körper heran, dessen Zellen alle die Fähigkeit, sich zu teilen, lange beibehalten. In spätern Stadien, wenn der Same seiner Reife entgegengeht, enthält das Endosperm in hohem Maße fettes Öl, wie Reaktionen mit Sudanglyzerin zeigen.

Wenden wir unsere Aufmerksamkeit nun der durch die zwei ersten Teilungen abgegliederten obersten und untersten, d. h. der Mikropyl- und Chalazahaustoriumzelle zu! Wie wir gesehen haben, nimmt erstere den weitaus größern Teil des Embryosackes ein und enthält immer 4 Kerne, die jedoch eine sehr wechselnde Verteilung zeigen. Alsbald, nachdem zwei Endospermzelllagen gebildet sind, beginnt das Mikropylhaustorium dicht über den Endospermzellen gegen die Raphe eine laterale Ausbuchtung zu treiben, die bekannte „vordere Aussackung“ entsteht. Dieselbe hat nicht nur Spitzenwachstum, sondern es findet wie bei *Euphrasia* eine Streckung fast aller Partien statt, entsprechend der Streckung der Endospermzellen.

[1]) Vielfach konnte ich bei solchen von der meist vorkommenden Teilungsform abweichenden Entwicklungen feststellen, daß nicht bloß eine einzige Samenanlage eines und desselben Fruchtknotens sie aufwies, sondern daß sie sich in der Regel auf alle erstreckte. Ob dies immer der Fall sei, kann ich nicht mit Sicherheit behaupten. Ebenso muß die Frage offen gelassen werden, ob diese Abweichung alsdann nur einem Fruchtknoten oder allen Ovarien eines Individuums zukomme, welch letztere Annahme mir von vornherein nicht unwahrscheinlich vorkommt, wenn man bedenkt, daß innerhalb der Gattung konstant auftretende Unterscheidungsmerkmale, die sich rein nur auf die Entwicklung des Endosperms beziehen, wirklich gefunden werden können, wie ich bei Besprechung der folgenden Arten zeigen werde. Ob solche Entwicklungsbesonderheiten bei einzelnen Individuen sich wirklich finden ließen, könnte leicht festgestellt werden. Bei Vergleichung der Individuen verschiedener Standorte würde man vielleicht auf gewisse „Linien“ stoßen.

Die Zahl der Kerne, die in dieses laterale Haustorium einwandern, ist sehr verschieden, immer aber sind es mindestens 2, in spätern Stadien 3 oder alle 4. Finden sich nur 2 in demselben, liegt der dritte meist in der Mitte des Mikropylhaustoriums und der vierte an seinem vordern Ende oder beide in der Nähe der Eizelle. Doch können auch schon sehr früh alle 4 Kerne im lateralen Haustorium angetroffen werden; es scheint die Zahl und Lage derselben also jedenfalls von keinem großen Einfluß zu sein. In einem Fall konnte

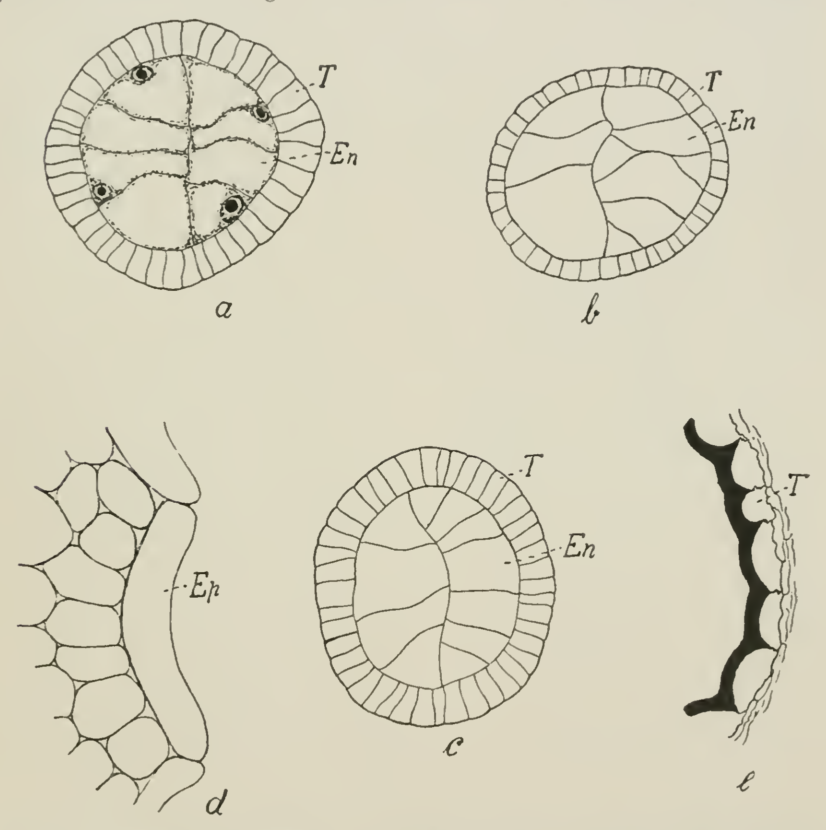


Fig. 38. *Pedicularis palustris.* a, b, c) Querschnitte durch junges Endosperm. — d) Partie der Epidermis. — e) Partie des Tapetums mit der verdickten, kutinisierten Innenwand. — Vergr. a, c = 210; b = 125; d, e = 400.

ich sogar beobachten, daß noch gar kein Kern in das schon ziemlich ausgebuchtete Haustorium eingedrungen war, sondern 3 derselben in der Nähe im Mikropylhaustorium lagen. Es scheint mir diese Tatsache von ziemlicher Wichtigkeit zu sein; ich werde später eingehender darauf eintreten. — Daß beide Teile der Mikropylzelle als Haustorien funktionieren, dafür spricht ihr dichtes, stark färbbares Plasma. Man kann zudem bemerken, daß vom Hilus eine Reihe gestreckter Zellen zur Mikropyle hinüberführen, die sehr inhaltsreich sind und sich namentlich auf spätern Stadien von den

umgebenden plasmaarmen Zellen unterscheiden. Der Plasmainhalt der Aussackung beginnt nun allmählich seine Struktur zu verändern, um das bekannte Zellulosebalkennetz zu bilden. Er wird körnig, ordnet sich in mehr oder weniger starke Stränge, in denen alsbald feine Linien aufzutreten beginnen (Fig. 12 Taf. III). Tischler (78) will die Balkenbildung auf eine Verschmelzung von stärker lichtbrechenden Körnern zurückführen, die sich zu feinen Fäden vereinigten, welche dann durch Appositionswachstum allmählich dicker und fester würden. Es scheint mir diese Annahme jedenfalls annehmbarer als die Hautschichttheorie Janse's (39), besonders, da man in der Tat mit zunehmender Balkenbildung eine Abnahme der Körner beobachten kann. Tischler glaubte, daß dabei die in den Integumentzellen gespeicherte Stärke als Baustoff verwendet werde; doch ist dies kaum anzunehmen, da die Nahrungszufuhr, solange

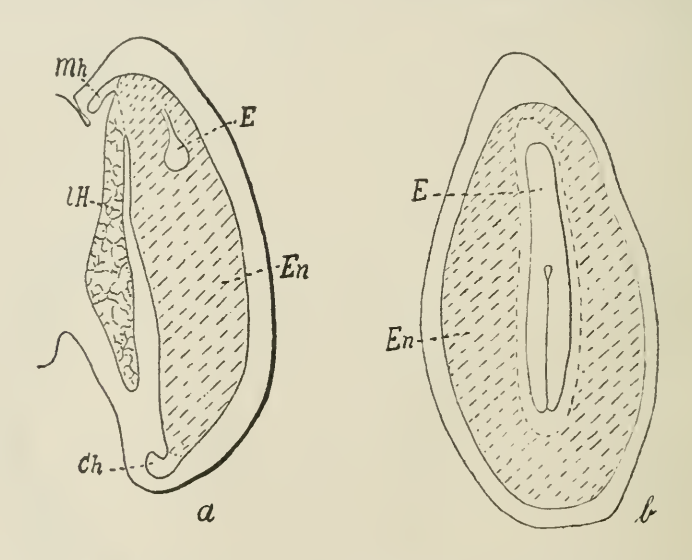


Fig. 39. *Pedicularis palustris.* a) Junger Same mit Zellulosebalken im lateralen Haustorium. — b) Reifer Same. — Vergr. a = 40; b = 25.

eine solche überhaupt vorhanden ist, jedenfalls zur Hauptmasse vom Hilus her erfolgt und das Integument zu dieser Zeit bereits stärkeleer erscheint. Wie Tischler konnte auch ich beobachten, daß die Zellulosebildung meist am Rande beginnt und gegen das Innere fortschreitet; an der Peripherie finden sich daher meist zahlreichere und dickere Balken. — Die Kerne des lateralen Haustoriums — es sind deren im ganzen 4, nicht 1 wie Tischler angibt — beginnen bald, nachdem sie in dasselbe eingewandert sind, sich stark zu verändern. Sie nehmen bedeutend an Größe zu, ebenso ihre Nukleolen; die chromatische Substanz tritt immer schärfer als ziemlich grobkörnige Stücke hervor; die Kerne bekommen unregelmäßige Gestalt, und in den Nukleolen werden zahlreiche Vakuolen sichtbar. Während die 4 Kerne kurz nach ihrer letzten Teilung, wenn sie

also noch im eigentlichen Mikropylhaustorium (Mh. Fig. 35 u. 36a) liegen, eine durchschnittliche Größe von 12—15 μ erreichen, kann man schon zur Zeit, wo das laterale Haustorium sich eben auszustülpen beginnt, einen Größenzuwachs von 3—4 μ konstatieren, und auf Stadien, wo das Endosperm aus etwa 12 Zellen sich zusammensetzt, konnte ich schon Kerne mit 25 μ Länge und 16—19 μ Breite messen, deren Nukleolen einen Durchmesser von 10,5 μ erreicht hatten. Mit der weitern Größenzunahme ändert sich auch stetig das Bild dieser Kerne. Die vorher scharfen Umrisse der Chromatinkörner werden verschwommen. Die chromatische Substanz nimmt flockige Struktur an; neben größern Fetzen sind auch ganz kleine Körner bemerkbar (Fig. 11 Taf. I/II). Nach und nach findet eine starke Ansammlung des Chromatins an der Peripherie statt, wobei der Kern, wie auch der Nukleolus, zugleich amoebenartige Fortsätze zu treiben anfängt. Je größer die Kerne werden, desto mehr nimmt die chromatische Substanz im Innern ab, und bei ganz degenerierten Kernen beginnt der Nucleolus zu zerfallen. Dabei haben aber die Kerne schon ganz gewaltige Dimensionen angenommen, so konnte ich solche mit 60, 70, 84, ja sogar einmal mit 135 μ Länge vorfinden. — Die Vorgänge der Kernveränderung, wie ich sie eben beschrieben habe, stehen zum Teil in Gegensatz zu denjenigen, die Tischler (78) anführt. Einmal kann nicht, wie schon oben erwähnt, von 1 Kern des Embryosackauswuchses gesprochen werden, sondern immer sind 4 Kerne in der Haustorialzelle anzutreffen, die dann ganz oder teilweise in das laterale Haustorium einwandern. Wenn Tischler ferner von einer „deutlichen Einschnürung“ als dem „Beginn der Fragmentation“ spricht, so muß ich hinzufügen, daß eine solche nur höchst selten zu beobachten ist, erst in ganz späten Stadien eintritt und alsdann als ein bloßer, durch die auf dem äußersten Punkte angelangte Degeneration bedingter Zerfall des Kerns in unregelmäßige Stücke aufgefaßt werden muß, der von der amitotischen Teilung wohl zu unterscheiden ist. Solche „nukleolenartige Gebilde“ außerhalb des Zellkerns, wie sie Tischler gesehen haben will, konnte ich nie nachweisen. Wenn ich seine Fig. 10 und 11 Taf. II betrachte, die bei einer Vergrößerung von 660 gezeichnet wurden, und sie mit meiner Fig. 11 Taf. I/II (Vergr. 400) vergleiche, scheint es mir ziemlich gewiß, daß das, was Tischler als Kern bezeichnet, nur die Nukleolen sind. Wahrscheinlich konnte er infolge mangelhafter Färbung — es ist in der Tat auf diesem Stadium schwierig, gut gefärbte Präparate zu erhalten — die chromatische Substanz nicht vom dichten Plasma unterscheiden. In den gleichen Irrtum verfiel er wohl auch bei der Interpretation seiner Fig. 3 Taf. I, wo er von einem Zerfall des Kerns in 4 Stücke spricht. Dies wird mir noch gewisser, wenn ich die Angaben Tischlers betreffs des spätern Verhaltens der Kerne heranziehe (S. 8): „Die einzelnen Kernstücke reißen nun bald dichte Plasmaballen an sich, so daß Bilder entstehen, wie sie auf Fig. 2 und 3 uns vorgeführt werden“. Dieses vermeintliche „Ansichreißen von Plasmaballen“ ist, wie mir scheint, lediglich auf mangelhafte Präparation zurückzuführen. Die

„Plasmaballen“ entsprechen sehr wahrscheinlich der chromatischen Substanz.

Während der Veränderungen, die mit der Mikropylhaustorialzelle vorgegangen sind, hat auch die Chalazahaustorialzelle ein anderes Aussehen erhalten. Sie beginnt sich stark zu verlängern, die Antipoden aufzulösen und in den Nucellusstrang einzudringen, denselben vollständig resorbierend, höchstens auf den Seiten noch zerdrückte Zellen übrig lassend (Fig. 34b). Sie senkt sich auch eine Strecke weit in das Chalazagewebe ein unter leichter Verbreiterung. Der Inhalt ist stets dicht und stark färbbar und nimmt später körnige Struktur an. Die Kerne zeigen dasselbe Verhalten wie im lateralen Haustorium, werden also auch stark hypertrophiert und gehen schließlich ganz zu grunde. —

Verfolgen wir noch kurz die Entwicklung des Integumentes! Seine innerste Schicht, das Tapetum, folgt dem Endosperm während seiner ganzen Entwicklung und befindet sich eine Zeit lang in lebhafter Teilung (Fig. 37a). Nach und nach hört diese aber auf, und eine Dehnung der Zellen setzt ein, eine große zentrale Vakuole tritt auf und verdrängt den Plasmainhalt auf einen Wandbeleg. Zugleich wird die anfangs nur mäßige Kutinisierung der Innenwände immer intensiver und erreicht schließlich eine auffallende Mächtigkeit. Schon bei Doppelfärbungen mit Hämatoxylin-Eosin tritt sie als prachtvoll rot gefärbte Lamelle, die sich auch eine kurze Strecke weit auf die Seitenwände erstreckt, hervor (Fig. 38c). Schließlich kollabieren die Seitenwände der Tapetenzellen und der Inhalt der letztern ist nur noch als braune Masse erkennbar, die als dichter Mantel das große Endosperm umgibt. Die übrigen Zellen des Integumentes dehnen sich während der Endospermentwicklung stark; während aber die äußersten ihre Membranen verdicken, werden die innersten mehr und mehr zusammengedrückt, sodaß der reife Same nur eine dünne Samenschale erhält. Die Zellen der Epidermis strecken sich stark tangential und verdicken die Innen- und Seitenwände, indes die dünn gebliebenen Außenwände meist in das Zelllumen hineinragen (Fig. 38d).

Die Entwicklung der Eizelle erfolgt ziemlich spät. Erst wenn diese sich zu einem langen Schlauch verlängert hat, tritt die erste Querteilung auf, welche die eigentliche Embryokugel vom Träger abschnürt. Durch eine Längs- und eine Querteilung zerfällt die Kugel in Quadranten, indes die Trägerzelle sich durch neue Wände, die immer an der Spitze angelegt werden, weiter teilt. Hofmeister (35) gibt an, daß bei *P. silvatica* nur in einer der 4 Quadrantenzellen dauernde Zellvermehrung eintrete, während die andern 3 Zellen mehr und mehr zur Seite geschoben würden. Für *P. palustris* und die andern von mir untersuchten Pedicularisarten (*P. silvatica* war mir leider nicht erhältlich) trifft dies nicht zu, vielmehr entwickeln sich dieselben in gewohnter Weise, woraus ich zu schließen geneigt bin, daß jedenfalls auch *P. silvatica* sich so verhalte. Der Embryo von *P. palustris* zeigt im ausgewachsenen Samen eine durchaus normale und wohlentwickelte Ausbildung und nimmt mit seinen langen Kotyledonen etwa $^3/_4$ der Endospermlänge ein (Fig. 39b). —

Zum Schlusse mag noch ein Fall von anormaler Fruchtknotenbildung erwähnt werden, der dem für *Verbascum nigrum* angeführten stark gleicht. Die Ursache scheint aber hier im Vorhandensein eines tierischen Parasiten zu liegen, der in der Scheidewand sitzt und einen Teil des Gewebes zerstört hat (Fig. 40c). Oberhalb desselben hat sich in der einen Hälfte des Fruchtknotens ein zweiter,

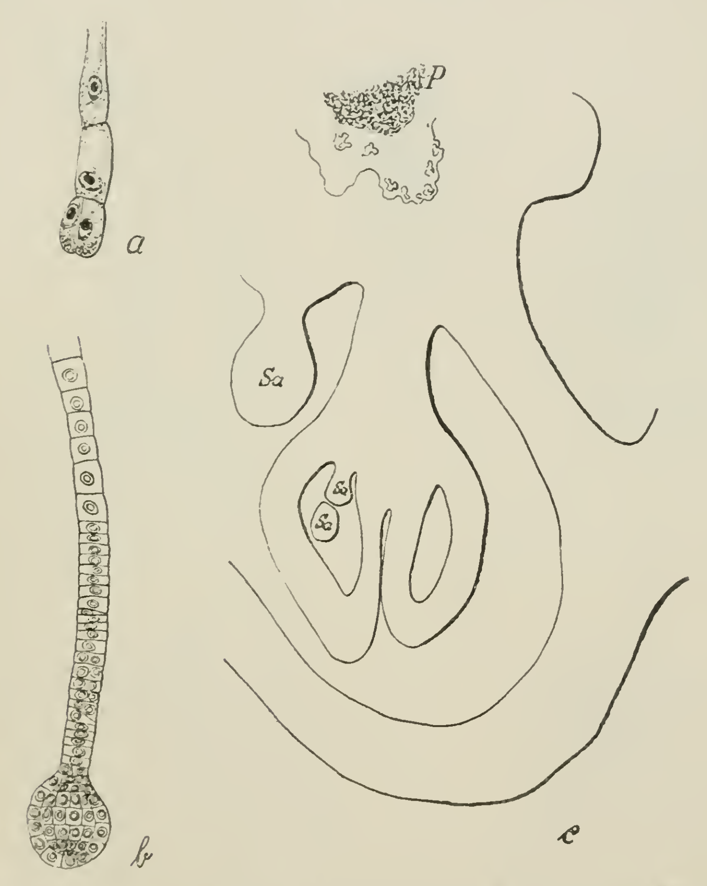


Fig. 40. *Pedicularis palustris.* a) Zweizelliger Embryo. — b) Mehrzellige Embryokugel. — c) Anormaler Fruchtknoten. Sa = Samenanlage. Bei P ein Parasit in der Scheidewand. — Vergr. a = 400; b = 210; c = 70.

kleiner Fruchtknoten gebildet, der eine Anzahl allerdings in der Entwicklung stark zurückgebliebener Samenanlagen enthält.

16. Pedicularis verticillata L.

Die von mir untersuchten Pedicularisarten zeigen alle in der Entwicklung der Samen weitgehende Übereinstimmung, sodaß ich mich bei Besprechung der folgenden mit kurzen Angaben begnügen werde. —

Die Tetradenteilung der Archesporzelle erfolgt meist schon, wenn das Integument kaum die halbe Höhe des Nucellushöckers erreicht hat. Es entstehen auch hier 4 hinter einander liegende Zellen; doch konnte ich einige bemerkenswerte Ausnahmen konstatieren. In 2 Samenanlagen eines Fruchtknotens — es war dies allerdings das einzige Beispiel — fand ich, daß statt 4 Zellen nur

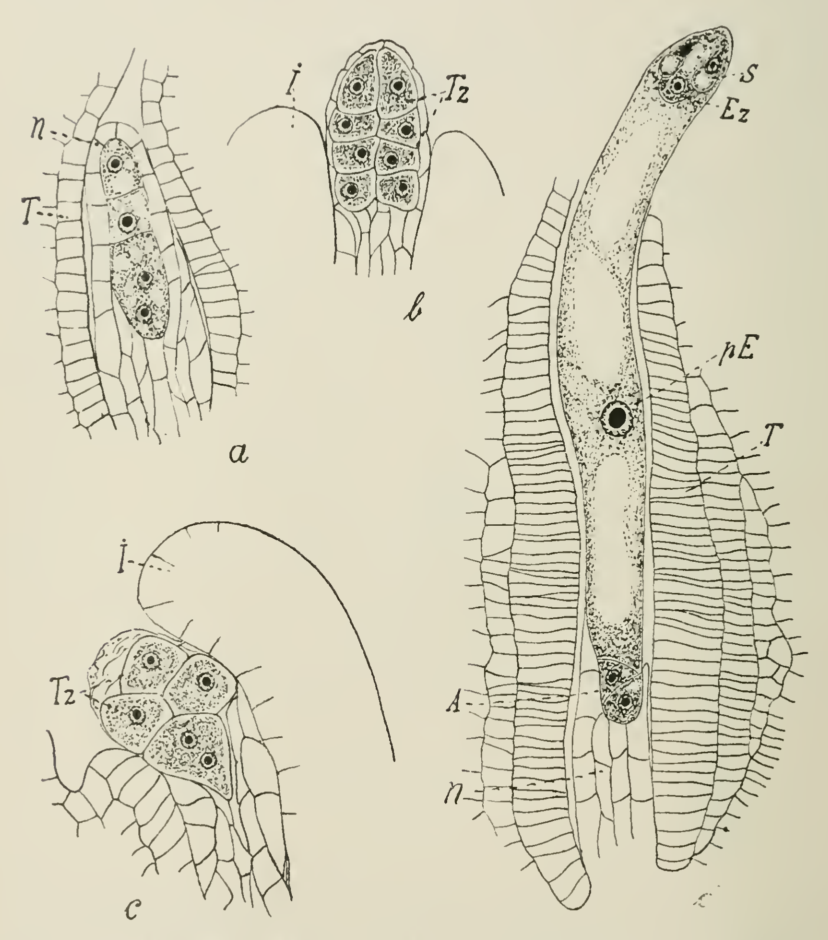


Fig. 41. *Pedicularis verticillata.* a) Nur 3 Tetradenzellen. — b) 2 Tetradenreihen neben einander. — c) Verschiebung der Tetradenzellen. — d) Embryosack vor der Befruchtung. — Vergr. 400.

deren 3 entstanden waren, von denen die hinterste 2 Kerne enthielt (Fig. 41a). Also war hier offenbar eine Reduktion der Teilungsschritte eingetreten, in dem Sinne, daß bei der zweiten Teilung sich nur noch zwischen den vordern 2 Kernen eine Zellwand ausbildete, hinten aber eine Zellteilung unterblieb. In mehreren andern Fällen konnte ich 2 Tetradenreihen neben einander nachweisen und zwar

schien dies bei Pflanzen, die ich vom selben Standort bezogen hatte, ziemlich häufig vorzukommen, während andere hinwiederum fast immer die normale Ausbildung zeigten. Fig. 41 b gibt ein solches Bild, wo 2 Tetradenreihen im selben Nucellus vorkommen; man kann bemerken, daß der Nucellus bei dieser Pflanze überhaupt breiter ist und daß die die beiden Tetradenreihen begrenzende epidermale Schicht schon ganz zerdrückt erscheint, obschon das Integument erst die halbe Höhe des Nucelluskegels erreicht hat. Es gelang mir indes nie, 2 neben einander sich entwickelnde Embryosäcke aufzufinden; die eine der Tetradenreihen muß der andern immer weichen. Nicht selten kommt es auch vor, daß die Zellen ein und derselben Tetradenreihe nicht sofort zerdrückt werden, sondern sich auffallend lange erhalten, jedenfalls großen Turgor besitzen und daher von der hintersten Zelle einfach zur Seite gedrückt werden; so kann man in Fig. 41 c bemerken, daß die hinterste Zelle bereits eine Kernteilung eingegangen ist, sich also offenbar zum Embryosack entwickeln wird, indes die 2 davorliegenden stark verschoben worden sind und infolgedessen neben einander liegen. Von der bekleidenden Nucellusschicht sind nur noch Spuren wahrzunehmen. — Die weitere Entwicklung des Embryosackes erfolgt in normaler Weise. Derselbe erreicht auch hier bedeutende Länge und ist immer mehr oder weniger gekrümmt, die Samenanlage also campylotrop. Bei einzelnen Samenknospen ist die Krümmung ziemlich stark und kann bis 90° betragen; dies ist namentlich dann der Fall, wenn die Samenknospen sich infolge Platzmangels stark zu drücken beginnen. Ich konnte sogar beobachten, daß in gewissen Fällen der Embryosack am weitern Vorwachsen verhindert wurde, sich an der Umbiegungsstelle des Integumentes etwas verbreiterte und dort den Eiapparat ausbildete. Die Verschmelzung der Polkerne, die an Größe die übrigen Kerne bedeutend übertreffen, scheint immer in der Mitte des Embryosackes zu erfolgen. Die Antipoden finden sich in Dreizahl und sind gut entwickelt; ihre Wände stehen etwas schief zur Embryosackwand (Fig. 41 d). Darunter kann man, wie bei der vorhergehenden Art stets noch einen ziemlich großen Nucellusrest aus gestreckten, sich schwach färbenden Zellen bemerken. Ein ins Auge fallender Unterschied gegenüber *P. palustris* findet sich bezüglich der Lage und Ausbildung der Tapetenschicht. Diese umgibt hier, wie aus Fig. 41 d hervorgeht, den Nucellus und mehr als die Hälfte des Embryosackes. Ihre Zellen sind stark wie sonst bei keiner der untersuchten Pflanzen in die Quere gestreckt, sehr schmal tafelförmig und ganz mit Plasma vollgepfropft. Merkwürdigerweise zeigen auch noch 1—2 daranstoßende Zellschichten des Integuments ganz ähnliches Aussehen, doch nur in der mittlern Zone (Fig. 41 d).

Das Endosperm geht auch hier aus einer unter der Mitte des Embryosackes auftretenden Mutterzelle hervor und ist im jungen Zustand mit Plasma reichlich erfüllt, später dehnen sich die Zellen stark, um zuletzt durch zahlreiche Teilungen wieder in kleinere zu zerfallen. Im reifen Samen ist es dicht mit Stärke gefüllt, unterscheidet sich also hierdurch von *P. palustris.* Aus der obersten und

untersten der drei ersten Endospermzellen entwickeln sich die Haustorien. Die Mikropylhaustorialzelle enthält wieder 4 Kerne und treibt bald nach dem Auftreten der ersten eigentlichen Endospermzellen eine gegen die Raphe hin gerichtete seitliche Ausbuchtung, das laterale Haustorium. Meist wandern alle 4 Kerne, doch nicht zugleich, in dasselbe ein und beginnen bald stark zu hypertrophieren. Ich konnte in spätern Stadien, wenn das Endosperm zu einem kompakten Gewebekörper herangewachsen ist, Kerne von 120—130 μ Länge und 60—65 μ Breite messen. Das dichte, anfangs körnige Plasma des lateralen Haustoriums läßt bald ein deutliches Netz von Cellulosebalken erkennen, die, wie mir schien, etwas stärkere Ausbildung erlangen, als bei *P. palustris*. Daß auch das eigentliche Mikropylhaustorium, das einfach den obersten Teil des Embryosackes darstellt, sich aber nicht tiefer in das Mikropylgewebe einsenkt,

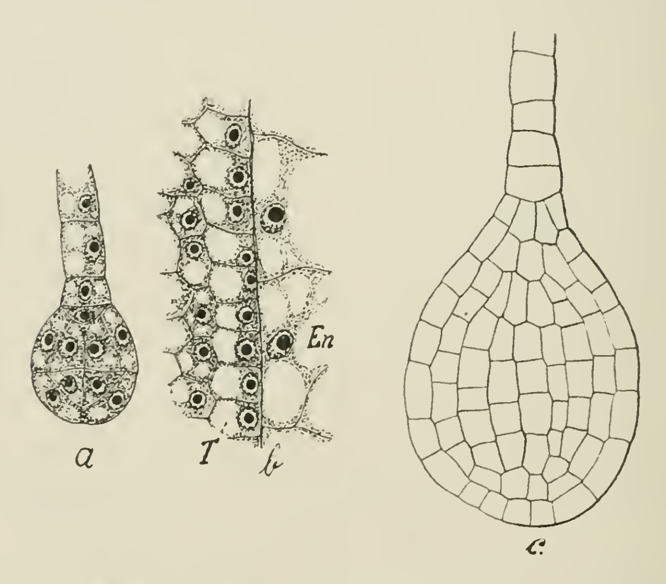


Fig. 42. *Pedicularis verticillata*. a) 8zelliger Embryo. — b) Tapeten- und angrenzende Endospermzellen. — c) Embryo. — Vergr. 400.

sondern sich einfach mit den umgebenden Zellen streckt, als solches funktioniert, dafür spricht nicht bloß sein Plasmagehalt, sondern auch der Umstand, daß zwischen der Mikropyle und dem Hilus einige langgestreckte, plasmareiche, offenbar der Leitung dienende Zellen auftreten. Bei der weitern Entwicklung des Nährgewebes werden die beiden Mikropylhaustorien wie bei *P. palustris* allmählich nach außen gedrängt und bilden dann mit den umgebenden Zellen die bekannten „Anhängsel“ der Samen. — Das Chalazahaustorium resorbiert früh die Antipoden und den Nucellusrest und dringt eine Strecke weit in das darunter liegende Chalazagewebe ein. Es ist lange dicht mit Plasma erfüllt, wird aber später teilweise vom Endosperm verdrängt, indem dieses auf späten Stadien vorzuwachsen

beginnt und das Plasma des Haustoriums von den Seiten her teilweise umschließt. Die an das Haustorium angrenzenden Zellen des Nährgewebes setzen sich dabei ziemlich scharf von den übrigen ab, indem sie regelmäßiger angeordnet erscheinen und bedeutend reichern Plasmainhalt aufweisen. Auch kann in ihnen wenig oder gar keine Stärke gefunden werden, solange das Haustorium in Tätigkeit ist; erst weiter oben tritt solche auf.

Die Zellen des Tapetums treten nach der Befruchtung in lebhafte Teilung und bekleiden das Endosperm auf seiner ganzen Oberfläche, ausgenommen die beiden Stellen, wo es an die Haustorien grenzt. Ihr Aussehen verändert sich aber zusehends; sie dehnen sich allmählich in die Länge, nehmen dafür aber an Breite ab, so daß die anfänglich tafelförmigen Zellen sich wieder mehr der kubischen Form nähern. Zugleich tritt im Innern eine große Vakuole auf; man kann dabei vielfach beobachten, daß der Kern der innern Wand, die stark kutinisiert wird, anliegt. Die angrenzenden Endospermzellen zeigen jedoch keinerlei Erscheinungen, die auf irgend eine Beziehung zwischen ihnen und den Tapetenzellen schließen ließen (Fig. 42b). Diese werden mit dem weitergehenden Wachstum des Endosperms schließlich zusammengedrückt und degenerieren. Auch die übrigen Zellen des Integuments, ausgenommen die äußersten, fallen demselben Schicksal anheim. — Die Entwicklung des Embryos geschieht, wie die Fig. 42a u. c dartun, in durchaus normaler Weise.

17. Pedicularis caespitosa Sieb.

Die Teilung der Archesporzelle erfolgt sehr früh, wenn das Integument erst als schwacher Höcker ausgebildet ist. Es entsteht die bekannte axile Reihe von 4 Zellen, welche von einer einzigen, hier ziemlich stark entwickelten Nucellusschicht umgeben werden. Die hinterste Tetradenzelle beginnt sich alsbald zu vergrößern und sendet nach hinten einen schmalen Fortsatz in das Nucellusgewebe, scheint also, da die davorliegenden Schwesterzellen ziemlich lange erhalten bleiben, zuerst hauptsächlich in dieser Richtung zu wachsen (Fig. 43a). Nachher erfolgt das Wachstum hingegen nur noch nach vorn, wobei der umgebende Nucellusmantel mehr und mehr zerdrückt wird. Der befruchtungsreife Embryosack zeigt die für alle untersuchten Pedicularisarten charakteristische lang gestreckte, schmale, mehr oder weniger gekrümmte Form. Noch bevor Eiapparat und Antipoden fertig gebildet sind, entfernen sich die beiden Polkerne von den Enden und nehmen bedeutend an Größe zu. Auch hier konnte ich, wie bei *P. palustris* bemerken, daß ihre Verschmelzung nicht streng lokalisiert ist und in den verschiedenen Samenanlagen eines Fruchtknotens auch zu ganz ungleicher Zeit erfolgen kann. Es wurden Fälle gefunden, wo der primäre Endospermkern die Mitte des Embryosackes einnahm, aber auch solche, wo die beiden Polkerne sich im obern Drittel vereinigten oder sogar noch vollständig getrennt ganz in der Nähe des Eiapparates lagen. Die dabei zu Tage tretenden Verschmelzungsfiguren sind dieselben, wie ich sie für *P. palustris* angegeben habe. In einem Embryosack

fand ich jedoch die Vereinigung von 3 Kernen; woher der dritte stammte, konnte nicht entschieden werden. Dieser außergewöhnliche Fall der Verschmelzung dreier Kerne zum primären Endospermkern steht übrigens nicht vereinzelt da in der Literatur, so erwähnen z. B. Ernst (16) und Meier (52) dasselbe Phänomen. Die Antipoden scheinen früh zu degenerieren, wenigstens konnte ich schon zur Zeit, da die Polkerne noch frei nebeneinander liegen, stark verkümmerte antreffen. Sie sind zwar stets in Dreizahl vorhanden, nehmen aber sehr verschiedene Lage ein; so findet man sie bald nebeneinander, bald schief oder fast vollständig hintereinander (Fig. 43b). Das Tapetum ist schon auf sehr frühen Stadien deutlich erkennbar und bekleidet die hintere Hälfte des Embryosackes, erreicht aber seine größte Entwicklung in der Nähe der

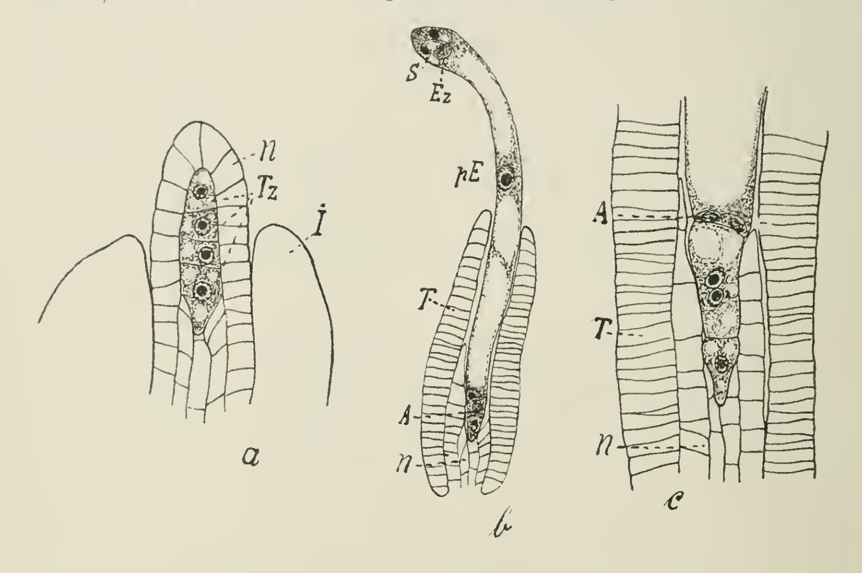


Fig. 43. *Pedicularis caespitosa.* a) Tetradenzellen. — b) Embryosack vor der Befruchtung. — c) Hinteres Ende eines Embryosackes und 2 unentwickelt gebliebene Embryosäcke. — Vergr. a und c = 400, b = 210.

Antipodengegend. Erwähnenswert ist ein in Fig. 43c dargestellter Fall von Embryosackentwicklung. Man bemerkt hinter dem Embryosack, der in durchaus normaler Weise ausgebildet ist und auch Antipoden enthält, eine große Zelle mit 2 Kernen und eine etwas kleinere mit 1 Kern. Die Lagerung dieser Zellen macht ganz den Eindruck, als ob wir es mit den hintern Tetradenzellen zu tun hätten, und nicht wie gewöhnlich die hinterste der vier, sondern wahrscheinlich eine der vordern sich zum Embryosack entwickelt hätte, indes auch in der zweithintersten eine nochmalige Kernteilung erfolgt wäre. Wenn diese Deutung richtig ist, und sie scheint mir gerechtfertigt, hätten wir ein neues Beispiel dafür, daß ursprünglich allen vier Tetradenzellen das Vermögen zukommt, zu Embryosäcken auszuwachsen.

Die Entwicklung des Endosperms erfolgt in der den Rhinantheen eigentümlichen Weise, indem durch zweimalige Querteilung im untern Teil des Embryosackes eine „Endospermmutterzelle" angelegt wird, aus der allein das ganze eigentliche Nährgewebe entsteht. Meist scheint dabei eine nochmalige Querteilung und erst auf diese eine Längsteilung stattzufinden. Die obere der drei ersten Endospermzellen weist wiederum 4, die unterste 2 Kerne auf, also die charakteristische Zahl. Die weitern Entwicklungsvorgänge des Samens konnten nicht beobachtet werden, da die spätern Stadien nicht erhältlich waren.

18. Pedicularis recutita L.

Die Tetradenteilung der Archesporzelle erfolgt auch hier lange bevor das Integument die Spitze des Nucellushöckers erreicht hat. Die unterste der 4 Zellen wächst zum Embryosack heran (Fig. 15 Taf. I/II), indem sie einen Fortsatz in das dahinter liegende Nucellusgewebe treibt und alsdann die vordern Schwesterzellen verdrängt und sich weit über den Nucellus hinaus nach vorn streckt, diesen an der Peripherie zerdrückend. Bereits auf diesem Stadium kann man den Beginn der Differenzierung der Tapetenschicht beobachten. Ihre Zellen werden regelmäßig kubisch, plasmareich und färben sich intensiv. Der ausgewachsene Embryosack zeigt nichts Bemerkenswertes. Die Polkerne verschmelzen an verschiedenen Stellen; wie bei *P. palustris* wandert der obere Polkern zuweilen zum untern hinab und vereinigt sich im untern Teil des Sackes mit ihm. Die Antipoden können auch hier leicht nachgewiesen werden, doch sind sie schon zur Befruchtungszeit stark degeneriert und verschwinden bald nachher. Wenn das Endosperm aus 4 Schichten besteht, kann man etwa noch die ganz degenerierten Kerne wahrnehmen. In einigen Fällen, wo die Befruchtung eben stattgefunden haben mußte, konnte ein Ausstoßen von Nukleolarsubstanz aus dem primären Endospermkern nachgewiesen werden, es traten neben demselben mehrere kleinere Körperchen auf, die sich etwas schwächer färbten als der Nucleolus, also eine ähnliche Erscheinung wie ich sie bei *Veronica chamaedris* bemerkt habe (Fig. 14 Taf. I/II). Die Endospermentwicklung erfolgt so, daß die Mutterzelle meist in 4 übereinander gelagerte Zellen zerfällt, von denen jede durch senkrecht aufeinander stehende Längswände in 4 Zellen sich teilt (Fig. 44 a). *Pedicularis recutita* ist also in dieser Beziehung leicht von *P. palustris*, wo meist nur 2 Etagen, manchmal auch 3 entstehen, zu unterscheiden. In der Folge strecken sich die Zelllagen stark, meist zuerst die oberste, wobei große, zentrale Vakuolen auftreten. Diese Streckung ist immer verbunden mit einer Vermehrung der angrenzenden Tapetenzellen und einem dadurch bedingten Wachstum der mittlern Zone des jungen Samens. Meist sind die nächsten Teilungen noch regelmäßig verlaufende Längsteilungen, so daß man auf Querschnitten 8 Endospermzellen finden kann. Dann aber beginnen die Wände bald in dieser, bald in jener Richtung angelegt zu werden (Fig. 44 c). Im reifen Samen stellt das Nährgewebe einen massigen, kompakten Körper dar, der

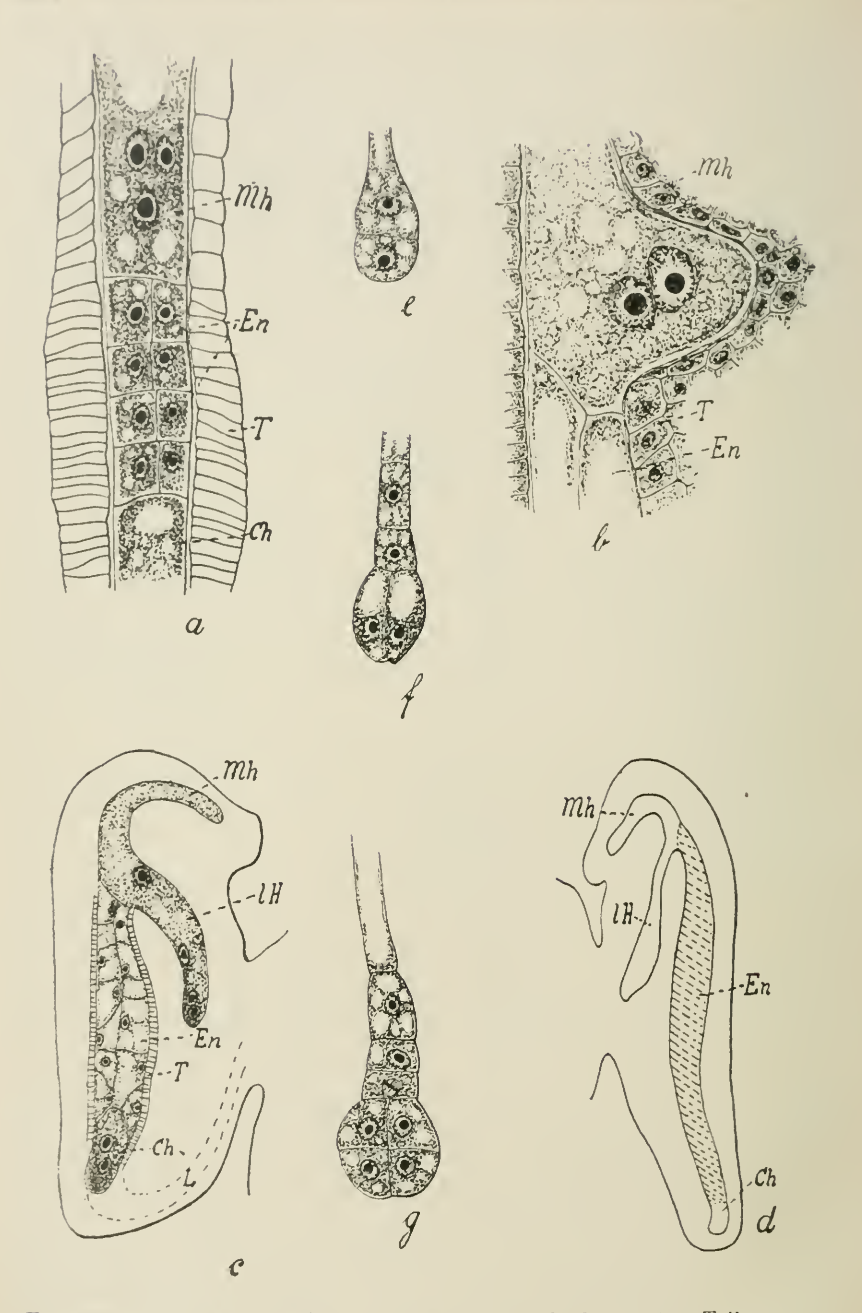


Fig. 44. *Pedicularis recutita.* a) Endosperm nach den ersten Teilungen. — b) Beginn der „Aussackung". — c) Samenanlage mit jungem Endosperm. — d) Samenanlage mit älterem Endosperm. — e) Eizelle nach der ersten Teilung. — f) Zweizelliger Embryo. — g) Vierzelliger Embryo. — Vergr. a, b, e, f, g = 400; c = 70; d = 40.

ringsum von der Tapetenschicht begrenzt wird, deren Zellen sich inzwischen stark vergrößert und auf den Innenmembranen eine Cuticula ausgebildet haben, später aber zerdrückt werden. Die Anlage der Haustorien geschieht auf ganz ähnliche Weise wie bei den vorher beschriebenen Arten (Fig. 44 a. b). Das Mikropylhaustorium, das von Anfang an 4 Kerne enthält — in einigen wenigen Fällen konnte ich 6 zählen — treibt eine starke seitliche Aussackung, das laterale Haustorium, in welche 2—4 Kerne wandern und sich in der charakteristischen Weise vergrößern. womit schließlich ihre Nukleolen in mehrere Stücke zerfallen. die chromatische Substanz aber meist mehr oder weniger in Zusammenhang bleibt. Es konnten auch hier hypertrophierte Kerne bis zu 80 und 100 μ Länge gemessen werden. In spätern Stadien bildet sich an Stelle des körnigen Plasmas ein typisches Zellulosebalkennetz aus. Das Chalazahaustorium senkt sich ziemlich tief in das Gewebe und biegt leicht gegen den Leitungsstrang hin um. Es enthält auch in späten Stadien noch dichtes, sich braun färbendes Plasma.

19. Pedicularis tuberosa L.

Schnitte durch ganz junge Blütenknospen zeigen die subepidermale, in der axilen Zellreihe des ziemlich breiten Nucellushöckers gelegene, großkernige Archesporzelle. In einigen wenigen Fällen schienen mir deren 2 nebeneinander vorzukommen, doch fand ich nie mehr als eine in Teilung getreten. Der Embryosack nimmt seinen Ursprung aus der hintersten von 4 Tetraden und dringt zuerst leicht in den Nucellus ein. durchbricht dann den Nucellusmantel und wächst in der bekannten Weise nach vorn. Sein Aussehen gleicht dem der übrigen Arten vollständig, nur kann man schon früh ziemlich viel Stärke darin bemerken. Das Tapetum bekleidet den Nucellusrest und die untere Hälfte des Embryosackes und erreicht in der Antipodengegend seine stärkste Entwicklung. Die Verschmelzung der beiden Polkerne findet bald in der Mitte, bald aber auch im obern Teil des Embryosackes statt und gibt Bilder, wie sie Fig. 16 Taf. I/II darstellt. Die Antipoden erreichen mitunter eine Größe, wie ich sie sonst bei keiner Pedicularisart beobachten konnte (Fig. 45 a). In vielen Fällen findet man sie jedoch schon zur Zeit der Befruchtung in Degeneration, in andern erhalten sie sich länger und können nach dem Auftreten der ersten Endospermzellen noch nachgewiesen werden. Doch sind sie alsdann stark verkümmert, und nicht selten kann man bemerken. daß ihre Membranen vollständig aufgelöst sind und die Plasmareste mit den degenerierten Kernen vom vordringenden Chalazahaustorium zur Seite gedrückt werden (Fig. 45 b). — Es mag noch erwähnt werden, daß bei *P. tuberosa* hie und da 2 Embryosäcke vorzukommen pflegen. Fig. 46 a zeigt einen solchen Fall, wo dieselben schief hintereinander liegen und mit vollständigem Eiapparat versehen sind; die Polkerne des einen befinden sich noch getrennt nebeneinander, während sie im andern bereits zum primären Edospermkern verschmolzen sind. Antipoden konnten hier nicht nachgewiesen

werden, wurden aber bei einem andern Beispiel beobachtet. Ob in diesen Ausnahmefällen die Embryosäcke aus zwei Archesporzellen oder aus verschiedenen Zellen ein und derselben Tetradenreihe hervorgegangen seien, muß dahingestellt bleiben.

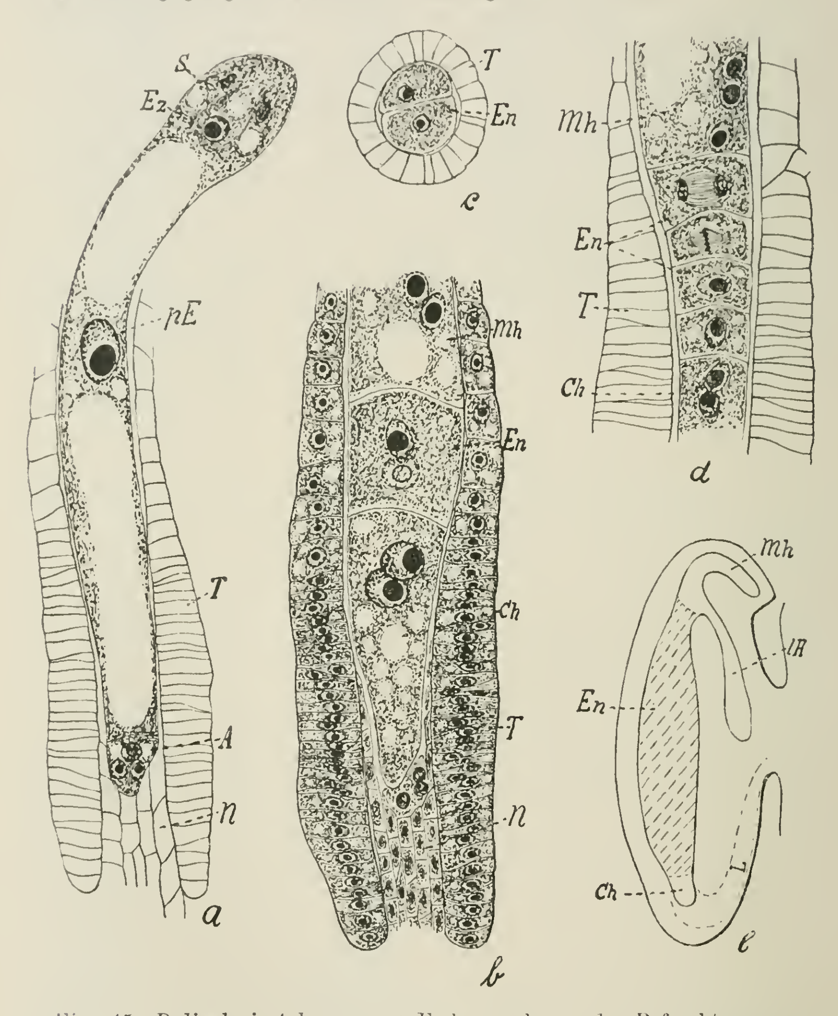


Fig. 45. *Pedicularis tuberosa.* a) Embryosack vor der Befruchtung. — b) Endospermmutterzelle längsgeteilt. — c) Endosperm im Querschnitt zweizellig. — d) Endosperm aus 4 Zelllagen, oben und unten die Haustorialzellen. e) Same. — Vergr. a, b, d = 400; c = 210; e = 40.

Die Entwicklung des Endosperms scheint auch hier nicht immer nach dem gleichen Teilungsmodus zu erfolgen. Immerhin ist sie insofern gesetzmäßig, als auch hier durch zweimalige Querteilung im untern Teil des Embryosackes eine „Endospermmutterzelle" angelegt wird. Oft wird bei der ersten Teilung vom primären Endospermkern Nukleolarsubstanz in ziemlich beträchtlicher Menge in

das umgebende Plasma ausgestoßen. Ist die erste Teilung der Endospermmutterzelle eine Querteilung, so werden in der Regel 4 übereinander liegende Endospermzellen angelegt, bevor eine Längsteilung stattfindet. Tritt zuerst eine Längswand auf, so entstehen durch weitere Querteilungen 4 Doppeletagen. Mehr als 4 Zelllagen zu 1 oder 2 Zellen konnte ich nie beobachten, immer traten auf diesem Stadium weitere Längsteilungen auf, welche die einzelnen Etagen in 4 oder 8 Zellen zerlegten (Fig. 46 b). Fig. 45 d zeigt, wie die eine von den 2 nebeneinander liegenden Zellreihen zu 4 Zellen eben in weitere Längsteilung getreten ist, während die andere, dahinter liegende (in der Figur nicht sichtbare) noch ungeteilt ist. Aus der Figur geht auch hervor, daß die Teilung oben beginnt und nach unten fortzuschreiten scheint. In spätern Stadien kann man bis 8 übereinander liegende Zelletagen zu 4—8—12 Zellen vorfinden, die meist alle noch prall mit Plasma erfüllt sind, dann aber sich zu dehnen beginnen und die weitern Wände weniger gesetzmäßig anlegen. — Die Haustorien entwickeln sich in vollkommen analoger Weise, wie bei den übrigen Pedicularisarten. Durch die ersten Teilungen des primären Endospermkerns erhält die Mikropylhaustorialzelle 4 Kerne, die Chalazahaustorialzelle deren 2; alle hypertrophieren in der Folge.

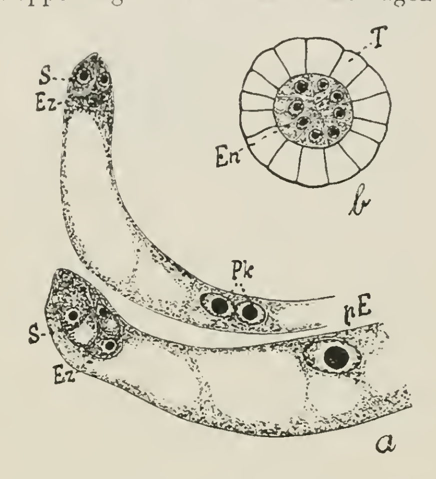


Fig. 46. *Pedicularis tuberosa.* a) 2 Embryosäcke nebeneinander. — b) Querschnitt durch junges Endosperm. Vergr. a = 400; b = 210.

20. Pedicularis foliosa L.

Es kommen auch hier hie und da 2 nebeneinander liegende Archesporzellen vor (Fig. 47 a), doch scheint immer nur eine zur Teilung zu schreiten. Der aus der hintersten der 4 Tetradenzellen (Fig. 47 b) hervorgehende Embryosack erreicht schon auf dem Vierkernstadium bedeutende Länge (Fig. 47 c) und dringt in der Folge noch weiter in den Nucellusrest ein, diesen schließlich vollständig resorbierend. *P. foliosa* kann also schon daran, daß meist im ausgewachsenen Zustande des unbefruchteten Embryosackes kein Nucellusrest mehr vorhanden ist, von den andern untersuchten Arten unterschieden werden. Infolge dieses Fehlens des Nucellus bekleiden die Tapeten hier $^2/_3$ der Embryosacklänge. Die Polkerne zeigen ein interessantes Verhalten. Bereits bei den vorhergehenden Arten haben wir gesehen, daß ihre Vereinigung weder örtlich noch zeitlich gesetzmäßig verläuft. Hier nun scheint es in manchen Fällen zu

gar keiner Verschmelzung zu kommen. In unbefruchtet gebliebenen Samenanlagen konnte ich die beiden großen Polkerne noch getrennt

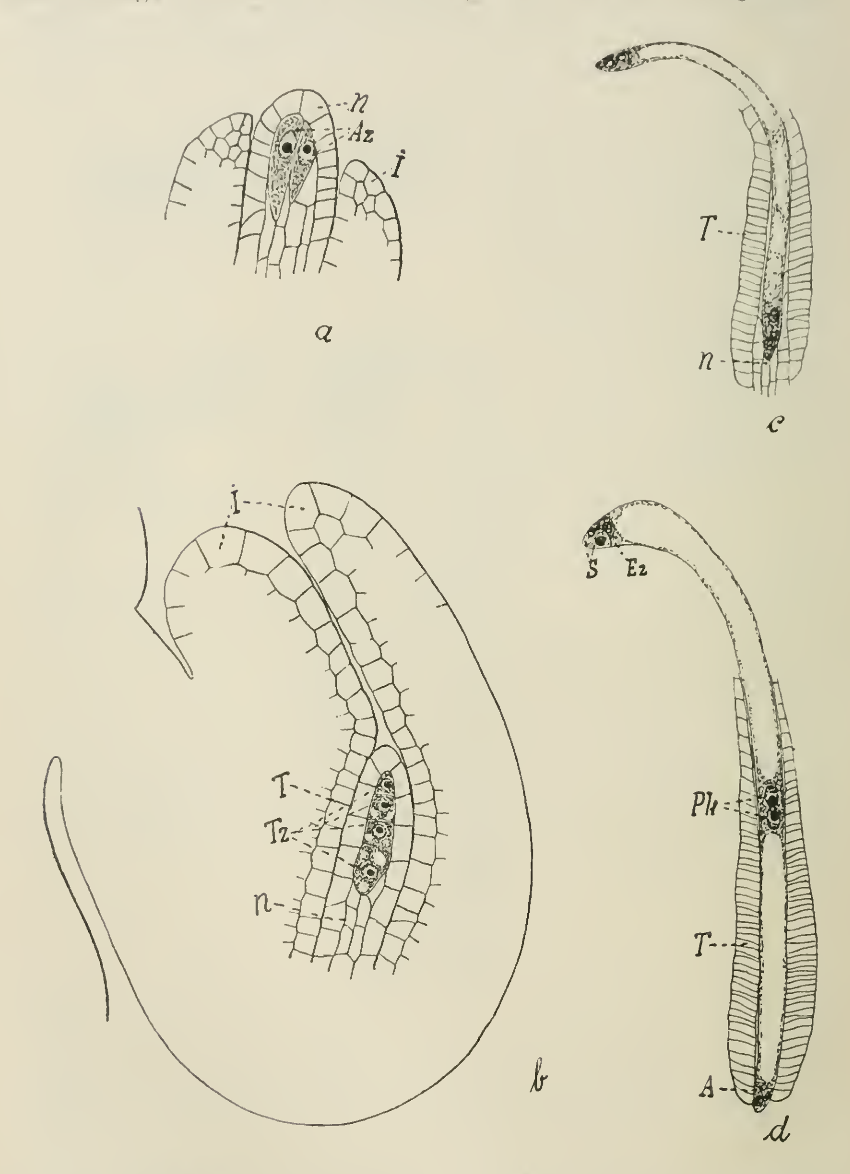


Fig. 47. *Pedicularis foliosa.* a) Nucellus mit 2 Archesporzellen. — b) Samenanlage mit Tetraden. — c) Vierkerniger Embryosack. — d) Ausgewachsener Embryosack. — Vergr. a, b = 400; c, d = 210.

antreffen. Zudem gelang es mir, in 2 Fällen das Phänomen der „Doppelbefruchtung" zu beobachten, und zwar fand in einem Falle die Verschmelzung mit dem primären Endospermkern, im andern

aber mit den noch unvereinigten Polkernen statt (Fig. 22 und 23 Taf. III), also ein sicherer Beweis, daß es bald zu einer Verschmelzung derselben kommt, bald aber auch nicht. Wenn die beiden Kerne verschmelzen, findet dies in der Regel in der Mitte oder im obern Drittel des Embryosackes statt. Solche Beispiele der Vereinigung eines Spermakerns entweder mit den Polkernen oder ihrem Verschmelzungsprodukt scheinen ziemlich selten zu sein, wenigstens wurden sie bis anhin wenig beobachtet. Shibata (71, 72) erwähnt ein solches Verhalten für *Monotropa uniflora* und sucht es dort auf den Einfluß der Temperatur zurückzuführen, was aber für den vorliegenden Fall kaum anzunehmen ist. — Antipoden konnten stets wahrgenommen werden, bald gut, bald weniger gut ausgebildet. Sie verschwinden kurz nach der Befruchtung. Bemerkenswert ist, daß entsprechend dem tiefern Eindringen des Embryosackes bis zur Basis der Tapetenschicht, die ersten zwei Querwände ungefähr in der Mitte auftreten, wodurch die Chalazahaustoriumzelle von Anfang an sehr groß erscheint und sich nicht weit in das darunter liegende Gewebe einzusenken braucht. Die erste Teilung der „Endospermmutterzelle" kann auch wieder eine Längs- oder Querteilung sein. Was die beiden Haustorien anbetrifft, so zeigen sie bezüglich ihrer Ausbildung und der Zahl der Kerne keinerlei Abweichung.

Ein anomaler Fall von Endospermentwicklung möge noch angeführt werden. In einer Samenanlage hatte der Embryosack aus nicht feststellbaren Gründen eine starke Mißbildung erfahren; die Befruchtung hatte zwar stattgefunden, das Endosperm war aber nur in Form vieler freier Kerne vorhanden.

21. Melampyrum silvaticum L.

Der Fruchtknoten von *Melampyrum* enthält bekanntlich in jedem Fache nur 2 Samenanlagen, die zudem nicht in gleicher Weise gebaut sind. Schon Hofmeister (35) erwähnt für *Melampyrum nemorosum L.*, daß im nämlichen Fruchtknoten zweierlei Eichen vorkämen, „halbgekrümmte, deren Mikropyle dem Dissepiment des Germen zugekehrt ist (diese sind die höher stehenden) und stärker gebogene, deren Eimund der Wand des Fruchtknotens sich zuwendet". Dasselbe gilt auch für *M. silvaticum;* die obern Samenknospen sind halb-, die untern ganz anatrop. —

An der Spitze des Nucellushöckers kann man häufig 2 große, subepidermale Zellen, Archesporzellen, beobachten (Fig. 48a), von denen aber immer nur eine als in Teilung eingetreten gefunden wurde. Letztere erfolgt erst sehr spät, wenn das Integument schon bedeutend über die Nucellusspitze hinausgewachsen ist (Fig. 48b). Von den 4 Tetradenzellen entwickelt sich die hinterste zum Embryosack, indem sie an Größe stark zunimmt und die vordern allmählich verdrängt (Fig. 48c). Im befruchtungsreifen Zustande zeigt der Embryosack eine von den bisher beschriebenen Scrophulariaceen stark abweichende Gestalt. Er ist äußerst breit, relativ kurz und enthält einen großen Eiapparat (Fig. 48d). Seine Kerne treten

sehr deutlich hervor, färben sich, wie auch das Plasma, ausnahmsweise gut und eignen sich daher zum Studium der cytologischen Vorgänge am besten unter allen untersuchten Gattungen. Antipoden

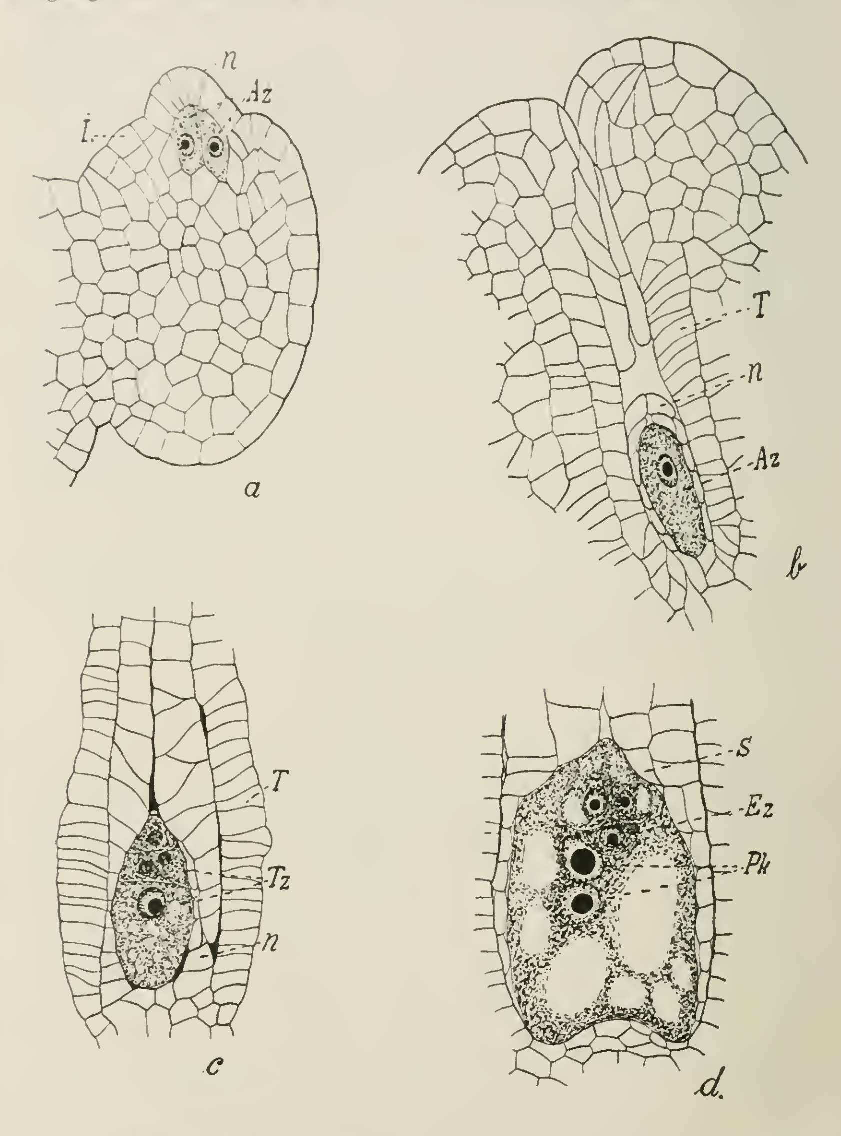


Fig. 48. *Melampyrum silvaticum.* a) Samenanlage mit 2 Archesporzellen. — b) Archesporzelle; Integument weit vorgewachsen, Beginn der „Einstülpung". — c) Tetraden. — d) Embryosack. — Vergr. 400.

konnte ich keine bemerken; Hofmeister gibt zwar 1 solche für *M. nemorosum* an. Ob überhaupt keine angelegt werden oder ob sie schon frühzeitig verschwinden, konnte nicht entschieden werden.

Ersteres scheint mir indessen wahrscheinlicher, da man bereits auf dem Vierkernstadium bemerken kann, daß die beiden untern Kerne den obern an Größe bedeutend nachstehen (Fig. 49). Zu einer Verschmelzung der Polkerne kommt es vor der Befruchtung nie; dieselben zeichnen sich schon früh vor allen übrigen Embryosackkernen durch ihre Größe, sowie durch die Dimensionen ihrer Nukleolen aus und legen sich zur Zeit der Befruchtung dem Eiapparat dicht an.

Eine eigentümliche Erscheinung tritt bei der Entwicklung des Integuments zu Tage. In der befruchtungsreifen Samenanlage findet man in der Mikropylgegend einen zylindrischen Zellstrang, der sich vom Embryosack bis fast zur Peripherie erstreckt und aus länglichen, wenig Plasma, jedoch Stärke enthaltenden Zellen besteht, die sich scharf von den benachbarten Integumentzellen abheben. Nach oben gehen sie allmählich in gewöhnliche Integumentzellen über (Fig. 49, 50, 51a Mg.). Bei oberflächlicher Betrachtung wäre man leicht geneigt, sie als Nucelluszellen aufzufassen, die vielleicht durch Teilung der vordern Zellen des Nucellusmantels entstanden wären. Doch wäre dies für die Sympetalen eine so auffällige Erscheinung, daß diese Art der Entstehung von vornherein sehr unwahrscheinlich erscheint. Zudem zeigt die Entwicklung deutlich, daß die Nucellusschicht schon früh ganz zu grunde geht, nur selten auf dem Vierkernstadium des Embryosackes in Resten noch erkennbar ist. Es ist also nur noch die Möglickeit offen, daß der betreffende Zellstrang seinen Ursprung aus dem Integument nehme; dies könnte auf zweierlei Art geschehen, einmal durch Veränderung der innersten

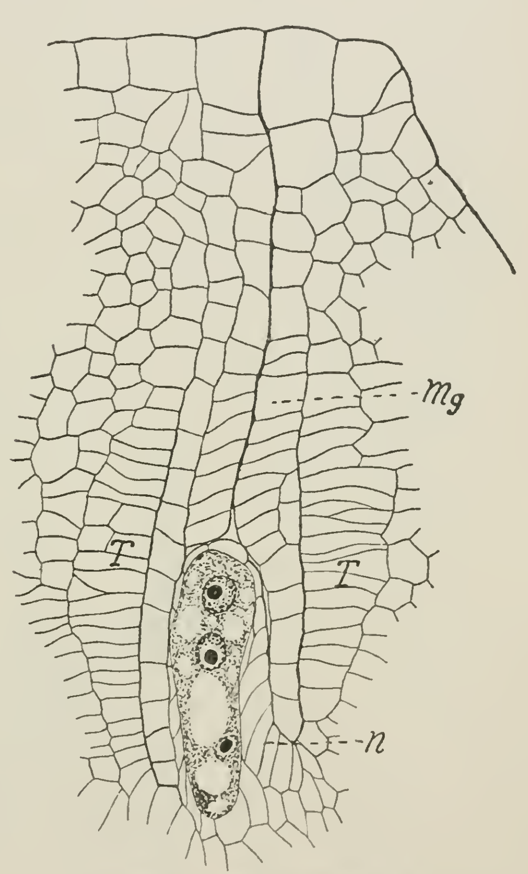


Fig. 49. *Melampyrum silvaticum.* Vierkerniger Embryosak und Mikropylpartie des Integuments. Vergr. 400.

Schicht des Integuments, der Tapetenschicht, oder durch Herunterwachsen aus der Mikropylgegend, wo ja die Tapeten nie zur Ausbildung kommen. In ersterem Fall müßte die unmittelbar angrenzende Integumentschicht die Rolle des Tapetums übernehmen. Schon Hofmeister (35) und Balicka-Iwanowska (5) machen auf dieses auffallende Gewebe aufmerksam, und letztere glaubt, daß sie

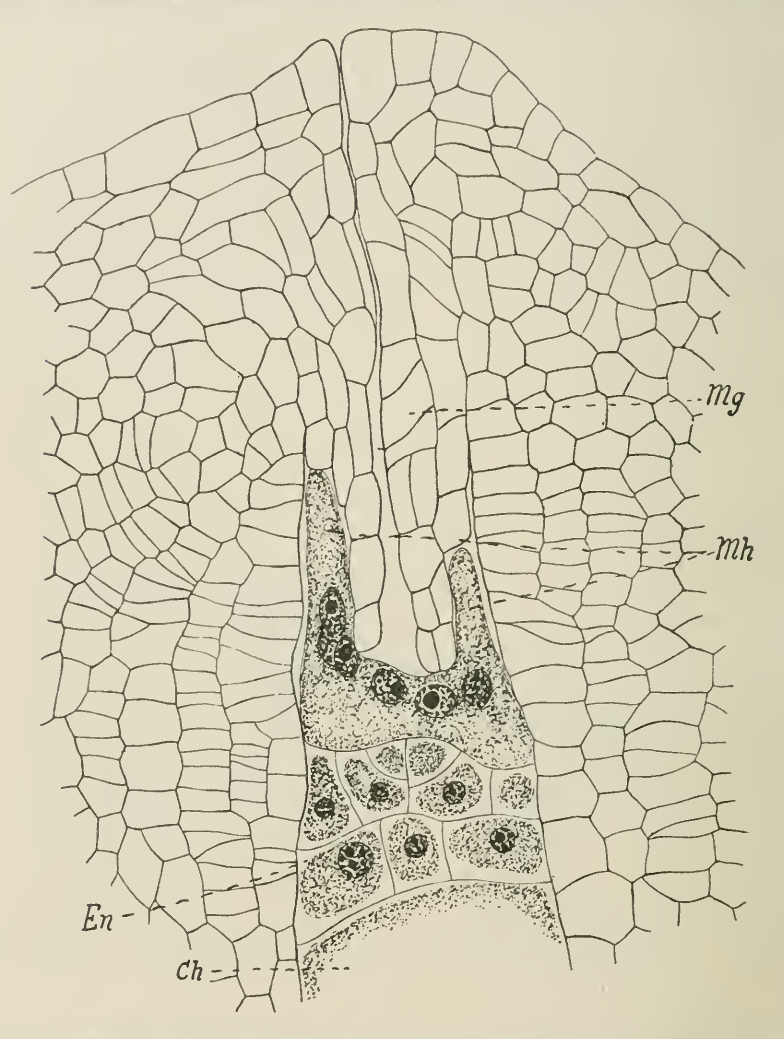
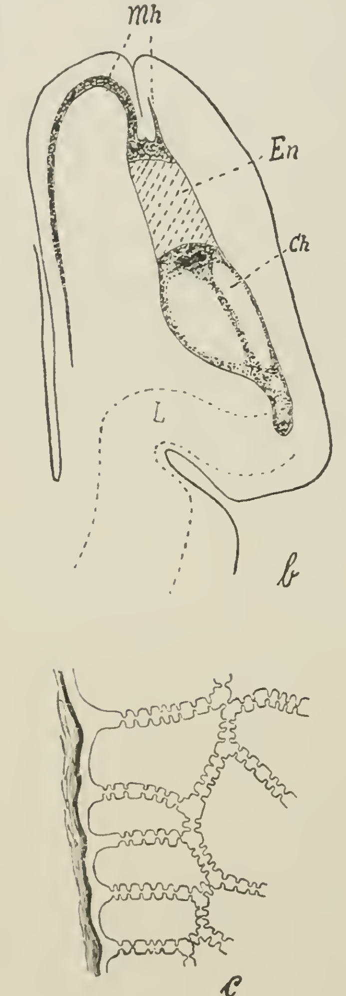


Fig. 50. *Melampyrum silvaticum.* Endosperm in 2 Lagen. Mikropylhaustorium. Mikropylpartie des Integumentes mit den Gewebepfropfen Mg. — Vergr. 400.

„d'origine épidermique" seien. Es ist aber diese Ausdrucksweise viel zu unbestimmt, als daß sie uns Aufschluß über die Entstehung geben könnte. Eine aufmerksame Betrachtung des Zellenverlaufs der Mikropylgegend, wie ihn die Figuren 49 und 50 darstellen, läßt die Vermutung, daß es sich um ein Herabwachsen des

Integumentgewebes von der Spitze aus in den Mikropylgang handle, einigermaßen gerechtfertigt erscheinen. Man kann nämlich beobachten, daß ein Teil der Zellen der Mikropylregion gebogen ist und in ihrem Verlauf gegen den Embryosack hinweisen. Diese Bilder machen ganz den Eindruck, als ob eine Einstülpung des Integuments in sich selbst stattgefunden hätte. Dies wird zur Gewißheit, wenn man die Entwicklung genauer verfolgt. Fig. 48b zeigt das Stadium der Archesporzelle, wobei das Integument schon



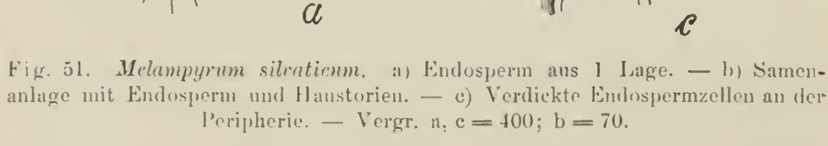


Fig. 51. *Melampyrum silvaticum.* a) Endosperm aus 1 Lage. — b) Samenanlage mit Endosperm und Haustorien. — c) Verdickte Endospermzellen an der Peripherie. — Vergr. a, c = 400; b = 70.

ziemlich weit vorgewachsen ist und nun beginnt, Zellen gegen die Archesporzelle hinabzustoßen. Mit dem Abwärtswachsen derselben ist natürlich zugleich ein weiteres Wachstum des Integuments in der Tapetengegend verbunden, sodaß das Abwärtswachsen teilweise nur ein scheinbares ist und eine einfache Streckung bedeutet. Doch wachsen wirklich einige Zellreihen, namentlich die äußern, die an

die Tapeten grenzen, tiefer hinab und erreichen schließlich die Basis des Nucellus (Fig. 48c, d und 49). Sie zwängen sich dabei zwischen diesen und die Tapeten ein. Die Möglichkeit hierfür ist ja schon durch das Eindringen des Gewebepfropfens in den Mikropylengang gegeben, da dadurch das Integument naturgemäß auseinander getrieben wird. Mit diesem eigentümlichen Verschluß des Mikropylekanals hängt wohl auch die besondere Gestaltung des Embryosackes zusammen, der dadurch im weitern Vorwachsen gegen die Mündung gehindert wird und sich nur noch in die Breite ausdehnen kann, wo er (wenigstens bis zu den Tapetenzellen) weniger Widerstand findet und die einzige, vom Mikropyleteil des Integuments herrührende Schicht leicht zerdrücken kann. — Ein solcher Verschluß der Mikropyle scheint übrigens da und dort im Pflanzenreiche vorzukommen. So führt Treub (85) in *Ficus hirta* ein Beispiel an, wo der Gewebepfropf vom innern Integument herstammt. Winkler (92) macht neuerdings auf einen Fall aufmerksam, der mir mit dem eben beschriebenen große Ähnlichkeit zu haben scheint. Er schreibt (S. 576): „Die betreffenden Zellen des Leitgewebes (des Griffels) wachsen und zwar sehr frühzeitig, zu einer Zeit, zu der der Eiapparat noch nicht ausgebildet ist, zu langen, dünnen, pollenschlauchähnlichen, aber mehrzelligen Fäden heran, bis sie auf das Nucellusgewebe aufstoßen. Meistens wachsen dann noch einige Schläuche in den engen Spalten zwischen den beiden Integumenten oder zwischen Nucellus und innerem Integument weit hinab, ohne übrigens je etwa in das Innere des angrenzenden Gewebes einzudringen.[1])“ Um eine vollständige Verstopfung handelt es sich ja allerdings in unserm Beispiele nicht, da durch das Einwärtsstülpen ein Kanal offen bleibt zur Passage des Pollenschlauches.

Infolge der günstigen Verhältnisse, die das Objekt in bezug auf Färbbarkeit darbietet, gelang es mir, die „Doppelbefruchtung“ nachzuweisen. In einem Fall war ich so glücklich, einen Pollenschlauch mit 2 Kernen zu finden, der eben aus dem Griffelgewebe ausgetreten war (Fig. 24 Taf. III). Wahrscheinlich ist der vordere dichtere Kern der noch ungeteilte Spermakern, der hintere der vegetative. Fig. 25 Taf. III gibt das Bild einer Doppelbefruchtung. Die beiden Polkerne sind noch nicht vereinigt, liegen sogar merkwürdigerweise ziemlich weit auseinander. Beide Spermakerne erscheinen stark gekrümmt — der dem einen Polkern anliegende sogar gewunden — und bedeutend kleiner als der Eikern oder gar die Polkerne. Die Synergiden werden dicht mit braunem, stark färbbärem Plasma erfüllt und desorganisieren bald. Die Teilung in die ersten Endospermkerne scheint sehr rasch zu erfolgen. Wie sich die Polkerne und der Spermakern dabei verhalten, konnte nicht genauer festgestellt werden. — Die erste Kernteilung ist wiederum von einer Zellteilung begleitet und erfolgt im obern Teil des Embryosackes, der dadurch in eine kleine obere und eine sehr große untere Hälfte zerlegt wird. Die dabei auftretende Spindelfigur

[1]) Von mir gesperrt.

erreicht, da sie die ganze Breite des Sackes einnehmen muß, eine enorme Ausbildung. Fig. 26 Taf. III zeigt eine solche, bei der die beiden Tochterkerne bereits gebildet sind und bis 5 Nukleolen aufweisen. Dabei sind aber in der großen tonnenförmigen Spindel eine ganze Anzahl Chromosomenreste, zum Teil von recht beträchtlicher Größe, zurückgeblieben, scheinen also in der Folge nicht mehr in die Kerne einbezogen zu werden.

Auf die erste folgt rasch eine zweite Querwand, so daß wieder eine mittlere Zelle, die „Endospermmutterzelle", von einer obern und untern abgeschnitten wird. Sie teilt sich zunächst meist zuerst durch Längswände (Fig. 51 a); dann folgen Querwände, so daß schließlich mehrere Lagen aus Endospermzellen zu stande kommen. Die obere der drei ersten Zellen schlägt unterdessen eine besondere Entwicklung ein. Ihr Kern teilt sich rasch in 4—6 (einige Male schienen mir es noch mehr zu sein, doch ist ihre Zahl schwierig festzustellen), die sich in der ganzen Zelle verteilen. Diese treibt alsbald 2 Fortsätze, die zwischen dem Tapetum und dem zentralen Gewebepfropfen aufwärts stoßen und in das Integumentgewebe eindringen. Doch nur der auf der Raphenseite gelegene entwickelt sich weiter — der andere hört bald zu wachsen auf — und folgt dem Integument bis fast zum Funiculus hinunter (Fig. 51 b). Das weitere Eindringen in das Gewebe scheint hingegen auf besondere Art und Weise zu erfolgen. Man kann bemerken, daß die gestreckten, jedenfalls der Leitung dienenden Zellen des Randes sich stark zu färben beginnen, sobald das Haustorium in ihrer Nähe angelangt ist. Auch zeigen ihre Kerne alsdann leichte Hypertrophie. Wie es scheint, werden nun einfach die Querwände der Zellen aufgelöst, die Längswände aber bleiben vielfach bestehen, so daß das Haustorium seinen Weg schon vorgezeichnet findet. Manchmal verschwinden hingegen die Querwände lange nicht; dann wird der Eindruck erzeugt, als ob das Haustorium septiert wäre. Wahrscheinlich ist auch die Angabe Balicka-Iwanowskas (5) für *Melampyrum nemorosum*, die sie als „fait exceptionel" bezeichnet, hierauf zurückzuführen. Auf diesen spätern Stadien treten die Kerne selten deutlich hervor. Es schien mir fast, als ob viele Kerne der vom Haustorium aufgelösten Zellen ebenfalls erhalten blieben und hypertrophiert würden. Die Verzweigung des Haustoriums ist nur eine schwache und konnte nicht immer beobachtet werden, ebenso das Austreten aus der Samenanlage.

Das Chalazahaustorium, das aus der untersten der 3 primären Endospermzellen hervorgeht, enthält regelmäßig zwei Kerne, die schnell zu hypertrophieren beginnen. Sie liegen anfangs meist beisammen in der Nähe des Endosperms, von dichtem Plasma eingehüllt. Ihre chromatische Substanz nimmt rasch zu und tritt in Form scharf umschriebener, stark färbbarer Stücke hervor. Nach und nach erhalten die Kerne amoebenartige Gestalt, ihre Nukleolen beginnen, sich durch Einschnürung zu teilen, das Chromatin nimmt mehr flockige Struktur an, und schließlich zerfallen die Kerne in mehrere Stücke, womit zugleich der Höhepunkt der Hypertrophie erreicht ist. Das Haustorium verlängert sich während dessen in

das darunter gelegene Gewebe und legt sich dem Leitungsstrang an. In seinem obern Teil erfolgt zudem noch eine Streckung. Später wird es größtenteils vom vorwachsenden Endosperm ausgefüllt. Dieses wächst lange Zeit parallel der Streckung des Samens, dann aber hört diese auf, und es dringt in das Haustorium ein und verbreitert sich auch nach den Seiten, die Integumentzellen nach und nach zerdrückend. Auf spätern Stadien kann man die Überreste des Chalazahaustoriums nur noch schwer erkennen, sie liegen in einem unregelmäßigen, schmalen Hohlraum, der sich eine Strecke weit zwischen dem untern Endosperm hinzieht. Alsbald beginnt aber dieser untere Teil des Endosperms sich anders zu verhalten, als der größere obere. Es treten an einer bestimmten Stelle schmale, quergestreckte Zellen auf, die sich scharf von den darunter gelegenen langgestreckten unterscheiden. Es entsteht so ein Trennungsgewebe, wie wir es bei *Veronica hederifolia* angetroffen haben, und das den Zweck hat, den untern Teil des Endosperms, das sogenannte „Anhängsel", abzuschnüren. Dieses geht also, wie schon Schlotterbeck (69) für *M. pratense* angibt, aus dem Nährgewebe hervor. In den untern Partien werden seine Zellen nicht verdickt, sondern bleiben parenchymatisch und enthalten keine Einschlüsse. Die Zellmembranen des übrigen Endosperms sind hingegen im ausgewachsenen Zustand stark verdickt und von großen Tüpfeln durchsetzt (Fig. 51c). Die dickere Außenmembran der Endospermepidermis ist zudem von einer Cuticula überzogen. Die ganze Samenschale reduziert sich auf eine dünne Lamelle, die aus den zerdrückten Zellresten des Integuments zusammengesetzt ist. — Der Embryo entwickelt zwei ziemlich lange Cotyledonen, zwischen denen eine auffallend breite Vegetationsspitze liegt.

22. Melampyrum pratense L.

Die Entwicklungsgeschichte des Samens von *M. pratense* hat bereits durch Schlotterbeck (69) eine teilweise Bearbeitung erfahren, die jedoch diejenigen Punkte, die uns speziell interessieren, die Entwicklung des Embryosackes und der Haustorien, entweder unberücksichtigt gelassen hat, da sie nicht in den Rahmen seiner Arbeit gehörten, oder dann nicht ganz richtig darstellte.

Es scheinen auch hier zuweilen mehrere, bis 3, Archesporzellen angelegt zu werden, von denen aber immer nur eine sich weiter entwickelt. Schon der zweikernige Embryosack zeigt verschieden große Kerne, meist übertrifft der vordere den hintern bedeutend an Durchmesser. Im ausgewachsenen Zustand weist die Makrospore, wenn wir vom Verhalten der Polkerne absehen, große Übereinstimmung mit *M. silvaticum* auf. Während bei der vorher besprochenen Art die Polkerne sich nie vereinigten, scheint hier eine Verschmelzung schon sehr früh vorzukommen, wenigstens kann man vor der Befruchtung stets nur einen großen Kern neben dem Eiapparat bemerken. In einem Falle gelang es mir, die Verschmelzung eines Spermakerns mit dem Eikern zu beobachten. Wie Fig. 27 Taf. III zeigt, ist derselbe von ellipsoider Gestalt und liegt dem

Eikern auf der obern Seite schief an. Der Endospermkern hatte in diesem Stadium bereits die Spindelfigur gebildet. Es scheint also die Vereinigung der beiden Kerne nicht besonders schnell zu erfolgen. Die Entwicklung des Endosperms geschieht auf dieselbe Weise, wie bei *M. pratense* und geht also wiederum von einer im obern Teil des Embryosackes angelegten „Mutterzelle" aus. Dabei wird unten eine große Partie des Embryosackes abgegliedert, die sich in der Folge zum Chalazahaustorium entwickelt und in das Gewebe einsenkt. Es enthält von Anfang an 2 Kerne — nicht bloß 1, wie Schlotterbeck angibt — die rasch zu hypertrophieren anfangen. Ihre Chromatinkörner nehmen an Größe und Zahl zu und erhalten scharfe vieleckige Umrisse. Später verschwinden diese mehr und mehr, flockige Struktur tritt auf und das Chromatin sammelt sich hauptsächlich an der Peripherie an. Zugleich zerfallen die Nukleolen in viele größere und kleinere Stücke, welche starke amoebenartige Fortsätze treiben, phantastische Formen annehmen und in ihrem Innern viele Vakuolen enthalten (Fig. 28 Taf. III). In späten Stadien tritt auch Fragmentation der Kerne ein, daher wohl die Angabe Schlotterbecks, daß später 1—4 Kerne vorkämen. Das Mikropylhaustorium entwickelt 2 Äste, von denen jedoch nur der der Raphe zugewendete weiter vordringt und sich zuweilen verzweigt; doch konnte ich nie solche starke Verästelungen antreffen, wie sie Balicka-Iwanowska für *M. nemorosum* abbildet. Bei seiner weitern Entwicklung wächst das Endosperm in die Chalazahaustorialhöhlung vor und füllt diese allmählich aus. Die Abschnürung eines besondern „Anhängsels" ist bereits von Schlotterbeck beschrieben worden.

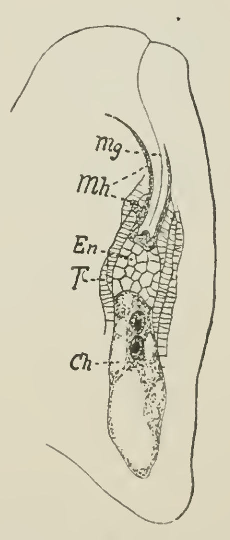


Fig. 52. *Melamp. pratense.* Samenanlage mit jungem Endosperm. — Vergr. 80.

Das Integument weist nichts besonderes auf. Es kommt auch hier zur Ausbildung jenes Mikropylgewebepfropfens, der durch Einstülpung des Integuments entsteht. Dadurch werden die Tapetenzellen, die übrigens nur auf eine kurze Strecke ausgebildet sind, lange Zeit, bis zur Befruchtung, vollständig vom Embryosack getrennt und beginnen erst mit der Endospermentwicklung mit diesem in Kontakt zu treten. Der reife Same zeigt dieselbe Form und Zusammensetzung wie bei *M. pratense*, enthält aber neben Stärke auch Aleuron. Ich konnte nie mehr als drei völlig reife Samen in einem Fruchtknoten vorfinden, obschon vielfach alle vier Samenanlagen Endosperm zu bilden anfangen. Es wird also jedenfalls, wie Schlotterbeck angibt, die Entwicklung der andern später unterdrückt. — Rothert (61) erwähnt für die Samen von *M. pratense*, die er in der Nähe von Riga gesammelt hatte, das häufige Auftreten von Sklerotien. Es scheint dies aber nur eine lokal

bedingte Erscheinung zu sein, wenigstens konnte ich sie in den von mir untersuchten Samen niemals beobachten.

23. Tozzia alpina L.

Tozzia alpina schließt sich insofern an *Melampyrum* an, als die Zahl der Samenanlagen pro Fruchtknotenfach ebenfalls nur 2 beträgt. Was hingegen die Entwicklung des Endosperms und der Haustorien betrifft, so deutet dieselbe unzweifelhaft auf Beziehungen zu *Pedicularis* oder *Euphrasia* hin. — Sehr in die Augen fallend ist hier die Länge des Integumentes und auch des Embryosackes im befruchtungsreifen Zustande. Ersteres übertrifft letztern auf einem Stadium, wo er noch von der Nucellusschicht umgeben ist und erst einen Kern enthält, um mehr als das Sechsfache seiner Länge. Bald aber durchbricht der Embryosack den Nucellusscheitel, zerdrückt auch die seitlichen Nucelluszellen und verlängert sich unter leichter Krümmung bis fast zur Spitze des Integuments, dabei oft unregelmäßige Form annehmend. Der Mikropylegang kann nie deutlich erkannt werden, die angrenzenden Zellen greifen ganz in einander. Nur im hintern Teil, da, wo der Nucellushöcker war, können Tapeten beobachtet werden, die sich schon früh vor den übrigen Integumentzellen auszeichnen. Antipoden scheinen keine angelegt zu werden, wenigstens gelang es mir nie, solche nachzuweisen. Ob es immer zu einer Verschmelzung der Polkerne kommt, scheint mir fraglich, da ich Fälle finden konnte, wo beide noch unvereinigt neben dem Eikern lagen, während in andern der primäre Endospermkern erst die Mitte einnahm; hie und da scheint die Verschmelzung schon im untern Ende des Embryosackes stattzufinden, da man die Polkerne etwa hier nebeneinander liegend vorfindet.

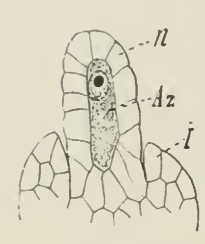


Fig. 53. *Tozzia alpina.* Nucellus mit Archesporzelle. — Vergr. 400.

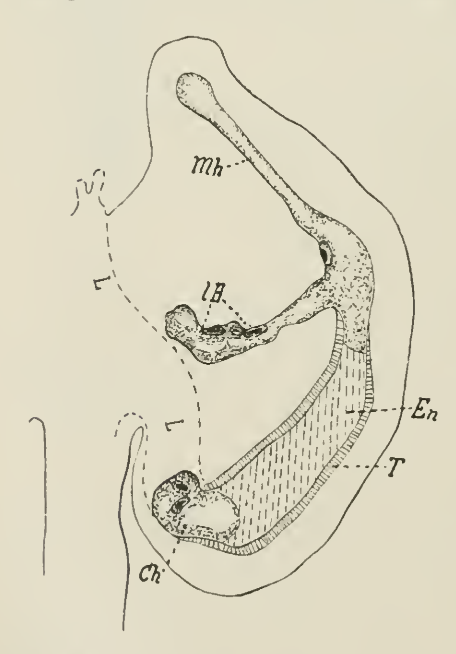


Fig. 54. *Tozzia alpina.* Samenanlage mit Endosperm. — Vergr. 70.

Nach der Befruchtung bildet sich durch zweimalige Querteilung in der Tapetengegend die Mutterzelle des Endosperms, aus der bald

2. dann 4 Reihen Endospermzellen hervorgehen, die jedoch nur einen kleinen Teil des Embryosackes ausfüllen. Der große, mehr als die Hälfte ausmachende obere bleibt zellenleer und treibt gegen den Hilus hin eine starke Aussackung, das für viele Rhinantheen charakteristische laterale Haustorium. Auch hier können ziemlich regelmäßig 4 Kerne gezählt werden, die teilweise in die Aussackung einwandern und stark zu hypertrophieren beginnen. Der unter dem Endosperm gelegene Embryosackteil verlängert sich zugleich nach unten, indem er den kleinen Nucellusrest resorbiert, und senkt sich dann ziemlich tief in das Chalazagewebe ein, sich etwas verbreiternd und dem Leitungsstrang leicht entgegenkrümmend. Er enthält, wie auch das laterale Haustorium, dichtes, körniges Plasma, jedoch nur 2 Kerne. Diese vergrößern sich rasch, nehmen unregelmäßige Form an, ebenso ihre Nukleolen, die sich schließlich einzuschnüren beginnen und zerfallen (Fig. 30 Taf. III). Das eigentliche Mikropylhaustorium, d. h. der obere Teil des ursprünglichen Embryosackes scheint bei der weitern Entwicklung keine große Rolle zu spielen, wenigstens kann man immer nur wenig Plasma in demselben bemerken. — In der Folge wächst das Endosperm nicht nur in die Länge, sondern auch in die Breite, auf seiner ganzen Oberfläche vom Tapetum bekleidet, das sich fortwährend in lebhafter Teilung befindet. Auffallend verhalten sich die Zellen des Integuments, die zwischen der Epidermis und dem Tapetum liegen. Während sie in der Mikropyl- und Chalazaregion sich einfach etwas dehnen, sich teilweise abrunden und inhaltsarm werden, bekommt das Gewebe um das Endosperm mehr und mehr ein schwammiges Aussehen. Zwischen den einzelnen, sich abrundenden Zellen treten große Interzellularräume auf; die Zellen werden dadurch immer mehr isoliert und verschwinden nach und nach. Nur die Epidermis erhält sich lange. Ihre Zellen haben anfänglich ein ähnliches Aussehen, wie die des Tapetums, und teilen sich ebenfalls mit dem Wachstum der Samenanlage. Da das dazwischen liegende Gewebe mehr und mehr verschwindet, kommen sie schließlich an das Tapetum zu liegen. Es könnte vermutet werden, daß diese Art der Degeneration der Zwischenschicht auf eine resorbierende Tätigkeit der Tapetenschicht zurückzuführen sei. Allein dann frage ich mich: warum werden dann nicht alle Zellen gleichzeitig aufgelöst und warum bleibt die Epidermis so lange erhalten, während auch die unmittelbar darunter liegende Schicht weichen muß? Es scheint mir eine andere Erklärung, die weniger hypothetischer Natur ist, eher am Platze zu sein: ich möchte die ganze Erscheinung mit dem Wachstum des Endosperms, der Tapetenschicht und der Epidermis in Zusammenhang bringen. Diese wachsen alle stark in die Länge und in die Breite, und vermehren ihre Zellen fortwährend, das Zwischengewebe zeigt hingegen keine Zellteilungen. Die Folge davon ist, daß seine Zellen gedehnt und, da diese Dehnung auf einer gewissen Stufe ihr Maximum erreicht, schließlich aus dem Verbande gelöst werden. Damit stimmt auch das Verhalten der Integumentzellen in der Mikropylregion vollständig überein. Hier findet nur eine schwache Streckung des Embryosackteiles statt, der die Zellen durch Dehnung

folgen; nachher aber unterbleibt sie, da das Endosperm sich in dieser Gegend nicht entwickelt, und die einzelnen Zellen verharren in einem geschlossenen Gewebe. Die gleiche Erscheinung kann man übrigens auch in der Scheidewand des Fruchtknotens beobachten, wo sie zu einem vollständigen Schwund des über der Insertionsstelle der Samen gelegenen Teils führt (Fig. 54), offenbar, weil er dem Wachstum des Fruchtknotens nicht zu folgen vermag. — Es gelangen nie mehr als 2 Samen zur Ausbildung, die andern verkümmern früh. Schon Heinricher (31) macht hierauf aufmerksam und erwähnt auch, daß die Samen innerhalb des Früchtchens auskeimen, bei der Ablösung ihre Reife aber noch nicht erreicht hätten. Er weist auch auf die Kleinheit des Embryos hin, der neben dem von *Lathraea* der kleinste sei. Leider konnte ich die letzten Stadien der Entwicklung nicht verfolgen, da mir das betreffende Material nicht zur Verfügung stand; doch geht aus den untersuchten Stadien hervor, daß der Embryo während seiner ersten Teilungen eine normale Entwicklung einschlägt.

24. Lathraea squamaria L.

Schon Hofmeister (34, 35) hat diese parasitisch lebende Pflanze zu wiederholten Malen sehr eingehend studiert und hat sogar die frühesten Stufen der Embryosackentwicklung aufgedeckt, allerdings ohne sie richtig deuten zu können. In neuester Zeit hat Ch. M. Bernard (6) diese Studien wieder aufgegriffen und ergänzt, doch ohne auf die ersten Stadien einzutreten. Wenn ich sie daher nochmals als Objekt meiner Untersuchung wähle, so geschieht dies einmal aus dem Grunde, um die Lücken in der Entwicklungsreihe auszufüllen, dann aber auch, um die Resultate Bernards einer Nachprüfung und eventuellen Bestätigung zu unterziehen, was mir bei einer Pflanze, deren systematische Stellung während der letzten Jahre so oft Gegenstand lebhafter Debatten war, nicht unwichtig erscheint.

Der Fruchtknoten von *Lathraea squamaria* unterscheidet sich von demjenigen aller übrigen Scrophulariaceen dadurch, daß er einfächerig ist und zwei wandständige Samenträger besitzt, zwei Momente, die neben anderen viele Systematiker bewogen haben, diese Pflanze aus der Familie der Scrophulariaceen zu entfernen und ihr einen andern Platz anzuweisen. Die Zahl der Samenanlagen eines Fruchtknotens beträgt oft über 100. Sie sind äußerst klein und anatrop. Schon wenn der Nucellus erst als Höcker über der Placenta erscheint, kann man 1—2 große, subepidermale Zellen, die Archesporzellen, erkennen, von denen sich aber immer nur eine weiter entwickelt, indem sie sich zu strecken beginnt und die Epidermis vor sich hertreibt (Fig. 55a, b). Diese gliedert alsbald in tangentialer Richtung Zellen ab und legt so das Integument an. Sobald dieses sich der Nucellusspitze nähert, geht die inzwischen stark gestreckte Archesporzelle die erste Teilung ein, auf die meist ein kürzeres Ruhestadium zu folgen scheint (Fig. 55c). Durch nochmalige Teilung der zwei Tochterzellen entsteht auch hier die charakteristische Reihe von 4 Tetradenzellen. Wie aus Fig. 55d hervorgeht,

entwickelt sich die hinterste derselben zum Embryosack, indem sie die vordern nach und nach zerdrückt. Nicht selten kann man aber beobachten, daß einzelne vordere Schwesterzellen lange widerstehen und sich gegenseitig verschieben, so daß sie nebeneinander zu liegen kommen (Fig. 55 e). Damit ist auch die Möglichkeit zu einer Entwicklung gegeben, wie sie uns die Figuren 56 b und c vorführen. Man bemerkt hier 2 Embryosäcke, die teilweise vor, teilweise nebeneinander gelagert sind. Ich bin geneigt, sie auf Zellen ein und derselben Tetradenreihe zurückzuführen, da mir ihre Lagerung sehr dafür zu sprechen scheint und ich übrigens nie 2 Tetradenreihen nebeneinander auffinden konnte. Wir haben also hier den interessanten Fall, wo noch mehrere Tetradenzellen das Vermögen

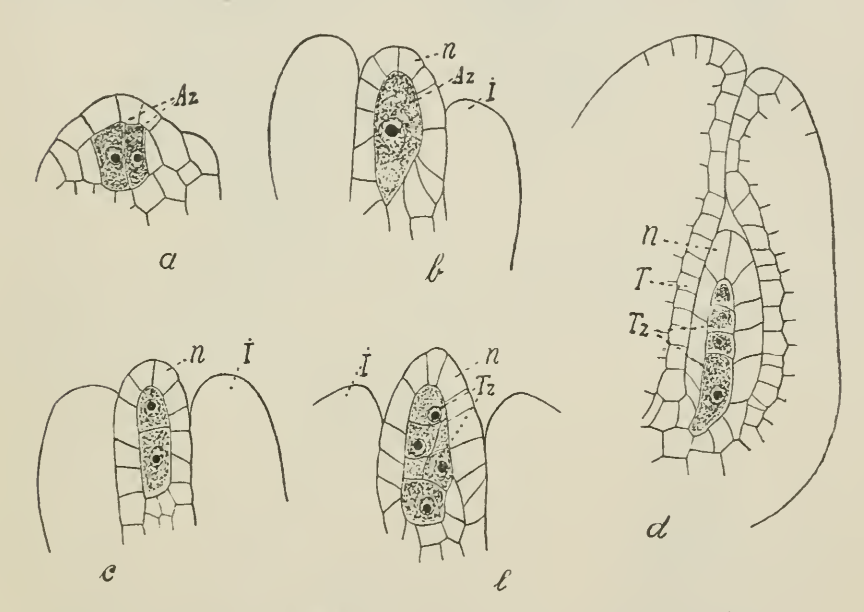


Fig. 55. *Lathraea squamaria.* a) Nucellus mit 2 Archesporzellen. — b) Archesporzelle. c) Erste Teilung der Archesporzelle. — d) Samenanlage mit Tetraden. — e) Verschobene Tetraden. — Vergr. 400.

besitzen, zu Embryosäcken auszuwachsen. Sowohl das Archeporzellenstadium, wie auch das Tetradenstadium wurden von Hofmeister (33) beobachtet, doch in falsche Beziehung zueinander gesetzt. Er sagt (S. 450): „Schon früh, ehe das sehr massige, einfache Integument den Eikern auch nur zur Hälfte überzogen hat, verdrängt eine der untersten Zellen dieses Zellstranges die ihr übergelagerten, endlich auch die sie umhüllenden, so daß eine einzige langgestreckte Zelle, der Embryosack, den vom Integument umschlossenen Hohlraum einnimmt“. Seine Fig. 6 Taf. X ist jedoch nicht der einkernige Embryosack, wie er glaubt, sondern die Archesporzelle, was deutlich aus dem noch weit zurückstehenden Integument ersichtlich ist. Das Stadium in Fig. 5 Taf. X, das er als das ursprünglichere betrachtet, entspricht dem Tetradenstadium.

sollte also auf die Fig. 6 folgen. — Die weitere Entwicklung des Embryosackes ist von Bernard (6) in gründlicher Weise verfolgt

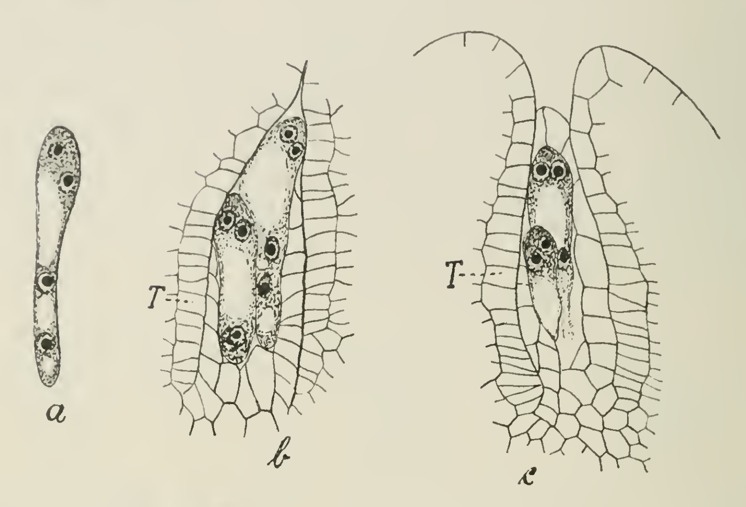


Fig. 56. *Lathraea squamaria.* a) Vierkerniger Embryosack. — b) 2 Embryosäcke nebeneinander. — c) Dasselbe. — Vergr. 400.

worden, so daß ich sie im allgemeinen nur bestätigen kann. Auf dem Vierkernstadium (Fig. 56 a) treffen wir in der Regel die 2 vordern Kerne schief nebeneinander, während die zwei hintern im schmälern Teil hintereinander gelagert und durch große Vakuolen getrennt sind. In der Folge verbreitert sich der Embryosack noch bedeutend, behält aber seine geradegestreckte Form bei. Die Polkerne vereinigen sich sehr früh zum großen primären Endospermkern, der zur Befruchtungszeit immer nahe dem Eiapparat angetroffen wird. Die Antipoden finden sich in Dreizahl übereinander gelagert, also ähnlich wie bei *Veronica,* sind jedoch zur Zeit der Befruchtung meist nicht mehr zu unterscheiden (Fig. 31 Taf. III). In seiner ersten Untersuchung scheint Hofmeister sie nicht beachtet zu haben, und später sagt er, sie seien nicht immer und oft nur in Einzahl vorhanden, was aber angesichts der Befunde Bernards und der meinigen einer Berichtigung bedarf. Schon Bernard teilt mit, daß sich der eindringende Pollenschlauch so stark färbe, daß man die Details der Befruchtung, die Verschmelzung der Kerne, nicht wahrnehmen könne. In der Tat gelang es mir nur mit großer Mühe, unter den zahlreichen hergestellten Präparaten einen Schnitt ausfindig

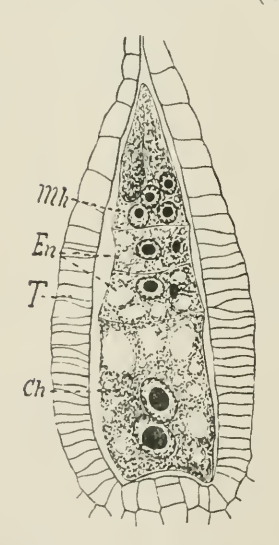


Fig. 57. *Lathraea squamaria.* Endosperm aus 2 Lagen zu 2 Zellen bestehend. (Längswand in der Schnittebene). — Vergr. 400.

zu machen, in welchem man das Phänomen der Befruchtung unzweideutig erkennen konnte. Fig. 31 Taf. III zeigt, daß die Synergiden mit dichtem, undurchsichtigem Plasma vollgepfropft sind. Die Spermakerne liegen als dunkle, leicht gekrümmte, kleine Körper der Oberseite des Eikerns und des primären Endospermkerns an und unterscheiden sich namentlich gegenüber letzterem auffallend in ihrer Größe. Oft kann man die Pollenschläuche sehr lange an den Samenanlagen haftend antreffen, nicht selten davor blasig aufgetrieben.

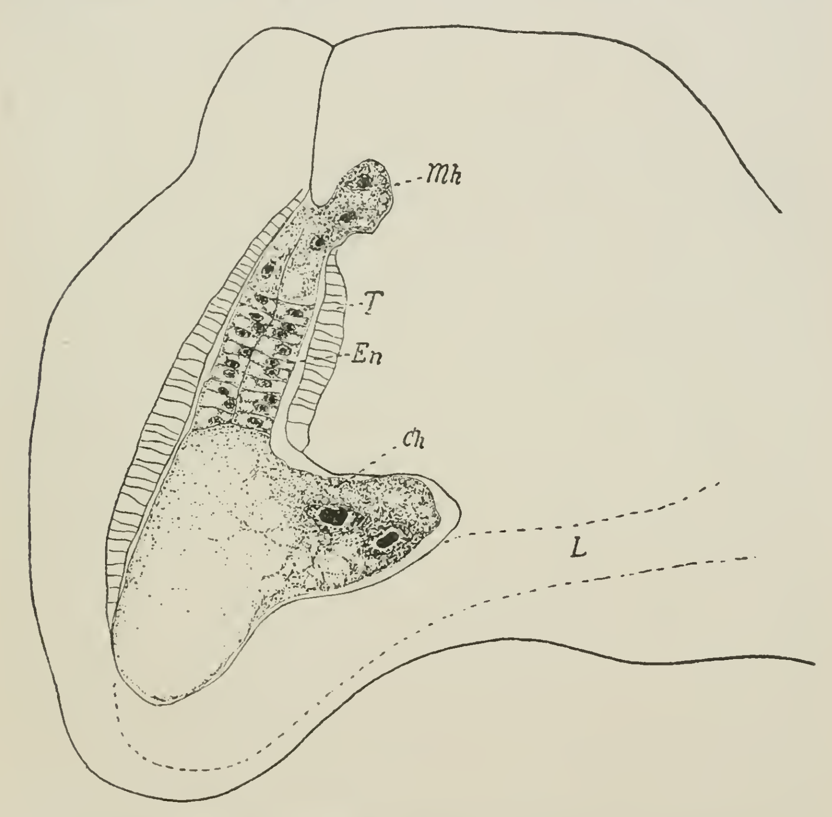


Fig. 58. *Lathraea squamaria.* Junges Endosperm mit Haustorien. Vergr. 210.

Die erste Teilung des primären Endospermkerns findet über der Mitte des Embryosackes statt. Auf dieselbe folgt rasch eine zweite Querteilung, so daß wieder eine mittlere Zelle aus dem Embryosack herausgeschnitten wird. Diese liefert allein das eigentliche Endosperm, ist also die „Endospermmutterzelle". Bernard scheint in seiner Arbeit noch der Meinung gewesen zu sein, daß auch die obere dieser 3 Zellen sich noch weiter quer geteilt habe, was jedoch nicht der Fall ist. Vielmehr gehen die nun entstehenden 2 Endospermetagen durch Querwandbildung aus der Mutterzelle hervor. Sie teilen sich alsbald der Länge nach, sodaß zunächst ein 2-, später

ein 4reihiges Endosperm entsteht. Die Teilungsfolge kann aber insofern eine andere sein, als auf die erste Querteilung eine Längsteilung der obern Zelle und auf diese wieder Querteilungen stattfinden können; doch geht auch in diesem Fall das eigentliche Endosperm nur aus der mittlern der drei ursprünglichen Zelllagen hervor. — Die unterste der 3 ersten Endospermzellen teilt sich, wie auch die obere, nicht weiter, verlängert sich hingegen durch Streckung und Einsenkung in das Chalazagewebe. Sie enthält dichtes, stark tingierbares Plasma und 2 Kerne, die rasch an Größe zunehmen, verhält sich also wie eine Haustorialzelle. Es konnte hier deutlich beobachtet werden, daß die beiden Kerne ebenfalls das Produkt einer mitotischen Teilung sind, bei der aber die Chromosomen jeweilen nur schwer vom dichten Plasma zu unterscheiden sind und sehr dünne Fäden repräsentieren. Nach den ersten Teilungen des Endospermkerns können stets mehrere kleine Nukleolen wahrgenommen werden, die nach und nach zu einem großen verschmelzen, eine für die Endospermkerne ja sehr bekannte Erscheinung. Auf einem Stadium, wo das Nährgewebe aus etwa 4 Zelllagen zu 4 Zellen sich zusammensetzt, hat sich die Chalazahaustorialzelle bereits stark verbreitert und beginnt unter dem Endosperm gegen den Hilus eine breite Aussackung zu treiben (Fig. 58) unter Zerdrücken und Auflösen der benachbarten Zellen. Das umgebende Gewebe ist zu dieser Zeit mit großen Stärkekörnern dicht erfüllt. Der seitliche Auswuchs legt sich dem Leitungsstrange an, löst aber seine Zellen nicht auf. Zugleich treibt auch das Mikropylhaustorium, das bald längsgeteilt, bald ungeteilt angetroffen wird, einen Arm schräg aufwärts in das innere Gewebe. Es enthält stets 4 Kerne, die durch mitotische Teilung entstanden sind. Ist eine erste Längswand angelegt worden, finden sich in jeder der beiden Haustorialzellen 2 Kerne, die alle zu hypertrophieren beginnen. Auch hier konnte, wie bei *Alectorolophus,* beobachtet werden, daß die Trennungswand, wenn eine solche überhaupt vorhanden ist, stets durchbrochen wird bei Bildung der lateralen Aussackung und daß dann alle Kerne in das immer weiter vordringende Haustorium einwandern und stark an Größe zunehmen (Fig. 58). Das Haustorium kann das Gewebe ganz durchbrechen, aus der Samenanlage austreten und sich an die Placenta anlegen. Gegen die Samenreife hin werden beide Haustorien teilweise mit Endosperm ausgefüllt. — Die Samenschale besteht aus wenigen Schichten, deren äußere verdickte Membranen aufweisen. Die Außenwände der Epidermis bleiben dünn und hängen in das Zelllumen hinein. Die Tapeten zeigen an ihrer Innenseite bereits zur Zeit der Befruchtung eine deutliche Cuticula, die nach und nach an Dicke zunimmt.

Allgemeiner Teil.

1. Entwicklung des Embryosackes.

Der Embryosack der Scrophulariaceen nimmt seinen Ursprung aus einer subepidermalen Zelle des Nucellushöckers, schließt sich also in dieser Hinsicht der für die Angiospermen allgemein gültigen Regel an. Schon früh, lange bevor das Integument angelegt wird, zeichnet sich diese Zelle durch ihre Größe und ihr dichtes, vakuolenarmes Plasma, sowie durch die größern Dimensionen ihres Kerns und Kernkörperchens vor den übrigen Nucelluszellen aus. Sie ist aber oft nicht in Einzahl vorhanden, sondern wird noch von 1—2 weitern Archesporzellen von ganz ähnlichem Aussehen begleitet, so daß wir also auch hier, wie bei andern hochstehenden Familien, so z. B. den *Rubiaceae*, noch ein, wenn auch nur wenigzelliges Archesporgewebe vorfinden. Dasselbe konnte Strasburger (75) auch bei *Lamium maculatum* beobachten: „Öfters fand ich hier auf einem Längsschnitte 2 völlig gleiche subepidermale Zellen nebeneinander, scheinbar gleichberechtigt, die Rolle der Embryosackmutterzelle zu übernehmen". Von diesen Zellen hat jedoch in weitaus den meisten Fällen nur noch eine die Fähigkeit, sich zum Embryosack heranzubilden, indem sie durch zweimalige Querteilung in eine axile Reihe von 4 Tetradenzellen zerfällt. Bei *Pedicularis verticillata* gelang es mir in mehreren Fällen 2 Tetradenreihen nachzuweisen, wie sie auch Lloyd (48) für gewisse *Rubiaceae* und Strasburger für *Lamium maculatum* angeben. Diese Art der Teilung der Archesporzelle scheint den meisten Sympetalen eigen zu sein, so wurde sie bei den *Labiatae* von Guignard (20) und Strasburger (75), bei den *Borraginaceae, Jasmineae, Bignoniaceae, Lobeliaceae* und *Campanulaceae* von Guignard (20), bei den *Compositae* von Guignard (20), Merell (53), Oppermann (58) und Strasburger (75) gefunden. Abweichungen von diesem Typus scheinen bei den *Scrophulariaceae* nur höchst selten vorzukommen. Während Guignard bei den *Borraginaceae* und *Solanaceae* hie und da statt vier drei Archesporzellen beobachten konnte, fand ich unter allen untersuchten Knospen nur eine einzige (*Pedicularis verticillata*), bei welcher in der Teilung der Archesporzelle eine Reduktion in dem Sinne eingetreten war, daß von den zwei zuerst gebildeten Tochterzellen die untere keine Querwand mehr gebildet hatte. — Immer entwickelt sich die hinterste der 4 Tetradenzellen unter Zerdrückung der vordern zum Embryosack. Auch in den Fällen, wo 2 Archesporzellen in Teilung treten, verdrängt alsbald die hinterste Zelle der einen Reihe auch die Zellen der andern. Immerhin kommt es etwa zur Ausbildung von 2 Embryosäcken, und es konnte sogar beobachtet werden, daß beide aus ein und derselben Tetradenreihe hervorgehen können (*Lathraea*). Damit wäre aufs neue die Vermutung gerechtfertigt, daß ursprünglich allen 4 Archesportochterzellen die Fähigkeit zukam, zu Embryosäcken auszuwachsen, daß aber die vordern drei in den meisten Fällen dieses Vermögen verloren haben.

Vesque (88) hat in seinen Untersuchungen über den Embryosack der *Phanerogamen* sich ebenfalls mit der Entwicklungsgeschichte der *Scrophulariaceae* abgegeben, ist aber zu Resultaten gelangt, die meinen Befunden, sowie auch den für andere Familien längst bekannten Regeln vollständig widersprechen, teilweise auch bereits widerlegt sind. Dieser Autor zählt die Familie der *Scrophulariaceae* zu jenem „Typus“, bei dem die „cellule-mère (= Archesporzelle) in mehr als 2 „cellules-mères spéciales“ (= Tetradenzellen) zerfalle, von denen jedoch nur die oberste „tétrades“ erzeuge, d. h. 4 Kerne hervorbringe. Von diesen 4 sollen 3 den Eiapparat bilden, während der vierte mit dem Kern der folgenden „cellule mère spéciale“ verschmelze. Die untern „cellules-mères speciales“ lieferten sogen. „anticlines“, die entweder zu grunde gingen oder, wie bei den *Scrophulariaceae* (angeblich) nach der Befruchtung „une variété particulière d'endosperme“ bildeten oder aber sich zu „cotyloïdes“ umwandelten, die unter Streckung und Verzweigung in das Gewebe eindrängen. Das einzig Richtige in diesen vermeintlichen Beobachtungen Vesques besteht darin, daß er die Teilung der Archesporzelle bemerkt hat; alles übrige beruht auf Täuschung. So bildet er z. B. für *Veronica gentianoides* 4 Tetradenzellen (= „cellules-mères spéciales“) ab, spricht aber immer von 5 solchen, indem die oberste der in Fig. 12 Taf. 21 dargestellten Reihe durch Verschmelzung aus zweien entstanden sei. Auch seine Fig. 13 zeigt deutlich 4 Zellen in einer Reihe, die vorderste jedoch mit 2 Kernen, was natürlich kaum der Fall sein kann. Diese vorderste Zelle liefert seiner Meinung nach den Eiapparat und einen vierten frei bleibenden Kern, welcher „déscend pour se confondre avec le noyau 2 ou pour se détruire. Je ne puis décider lequel des deux est l'expression de la vérité“. Hieraus geht deutlich hervor, daß Vesque über das Schicksal dieses vierten Kerns ganz im Ungewissen ist, also überhaupt seine Theorie auf äußerst mangelhafte Beobachtung gegründet hat. Ebenso unrichtig sind seine Angaben über das Verhalten der untern Tetradenzellen (= „cellules-mères spéciales“), die zu „anticlines“ werden sollen, deren oberste die „Mutterzelle“ des Endosperms abgebe. Wenn Vesque Hofmeister vorwirft, er habe einen „grave erreur“ begangen, indem er die nach der Befruchtung im mittlern Teil des Embryosackes auftretende Zelle (d. h. die „Endospermmutterzelle“ der *Rhinantheae*) als durch die Befruchtung entstanden auffasse, so fällt natürlich dieser Vorwurf vollständig dahin, denn nicht Hofmeister hat falsch beobachtet, sondern Vesque. Auch das von ihm beschriebene Verhalten der untersten „anticline“ widerspricht ganz den Tatsachen. Was er bei *Veronica gentianoides* als solche „anticlines“ auffaßt, dürften wohl die übereinander gelagerten Antipoden sein, die aber ja ganz und gar nicht aus Tetradenzellen hervorgehen. Ebenso wenig kommt es vor, daß die „anticline vide inférieure“ sich verzweigt und in das Gewebe eindringt, d. h. ein Haustorium bildet. Die Beobachtung diesbezüglicher Tatsachen ist zwar hier eine richtige, wie wir bereits im speziellen Teil gesehen haben, die ontogenetische Deutung aber vollkommen verfehlt. Damit dürfte die „Anticlinentheorie“ Vesques ein für alle mal abgetan sein. —

Die Ausbildung des achtkernigen Embryosackes, sowie die Zellbildung zum Eiapparat erfolgt auf durchaus normale Weise. Mannigfaltige Verhältnisse bieten sich hingegen in Bezug auf die Antipoden dar. Obgleich die Frage nach der morphologischen und physiologischen Bedeutung dieser Gebilde in letzter Zeit oft Gegenstand lebhafter Erörterungen geworden ist, gehen doch die Ansichten der verschiedenen Forscher noch sehr auseinander. Auch bezüglich der Rolle der Antipoden der *Scrophulariaceae* sind Meinungsäußerungen getan worden, die zueinander in Gegensatz stehen und eine nochmalige Prüfung der Verhältnisse forderten. Zunächst gibt es eine Anzahl von *Scrophulariaceae*, bei denen Antipoden überhaupt nicht angelegt zu werden scheinen, wenigstens gelang es mir nie, das Vorhandensein solcher zu konstatieren. Hierher gehören *Linaria vulgaris, Antirrhinum majus, Melampyrum silvaticum, Mel. pratense, Tozzia alpina.* Bei den übrigen kommen sie wohl regelmäßig vor, sind aber nur von kurzer Existenz und gehen bald nach der Befruchtung zu grunde, zeigen sogar vielfach schon vor dem Eintreffen des Pollenschlauches an der Mikropyle Spuren von Degeneration. Ihre Form und Lagerung ist eine sehr verschiedene. Während sie bei *Verbascum, Linaria alpina, Scrophularia nodosa, Digitalis* und *Pedicularis* (ausgen. *P. caespitosa*) fast immer in gewöhnlicher Weise nebeneinander gelagert sind, konnte ich sie bei *Euphrasia odontitis* und *Pedicularis caespitosa* teilweise hinter-, teilweise nebeneinander, bei *Veronica, Euphrasia Rostkoviana, Alectorolophus* und *Lathraea* stets hintereinander vorfinden. Bei letztern Gattungen ist der hintere Teil des Embryosackes ziemlich schmal, so daß die Lage der Antipoden hier jedenfalls dadurch bedingt ist. *Alectorolophus* weist zudem die Merkwürdigkeit auf, daß nur 2 Gegenfüßlerzellen vorkommen, von denen die vorderste in der Regel zwei Kerne enthält. Die Kerne zeigen hie und da mehr oder weniger Hypertrophie, namentlich bei den *Rhinantheae,* wo die chromatische Substanz sich regelmäßig stark färbt, Nukleolen dagegen oft nicht wahrgenommen werden können. Diese leichten Hypertrophien sind begreiflich, wenn man bedenkt, daß die Antipoden da gelegen sind, wo der Nährstrom in den Embryosack eintritt. Für die Annahme einer besondern ernährungsphysiologischen Funktion liegen aber, wie mir scheint, nicht die geringsten Anhaltspunkte vor. Schon das auf einen sehr kurzen Zeitraum beschränkte Dasein der Antipoden macht es kaum wahrscheinlich, daß der Embryosack während dessen eines besonderen ernährungsphysiologischen Organs bedürfe. Manche Autoren glauben in der Hintereinanderlagerung eine zweckdienliche Anpassung an die Nahrungszuleitung erblicken zu müssen. Allein mir scheint, daß diese oft — und so auch bei genannten Pflanzen — eine Folge der besondern Form des Embryosackes sei. Ob zudem in solchen Fällen die Leitung eine schnellere und leichter von statten gehende sei, ist sehr fraglich. Die Bedeutung der Antipoden der *Scrophulariaceae* ist in letzter Zeit von Lötscher (49) wieder zum Gegenstand der Diskussion erhoben worden: Lötscher nimmt gegen die Ansicht, daß das allmähliche Verschwinden der Antipoden physiologisch bedeutungslos sei, Stellung und wendet sich damit

auch gegen Balicka-Iwanowska (5), die am Schlusse ihrer Arbeit den Satz ausspricht (S. 68): „Les antipodes, dans les genres étudiés, quand elles existent, semblent avoir une fonction transitoire, elles possèdent un contenu pauvre pour la pluspart et disparaissent très vite“. Schon der Ausdruck „fonction transitoire“ scheint mir zuviel gesagt. Die teleologische Betrachtungsweise auf die Spitze treiben heißt es aber, wenn man, wie Lötscher es tut, den „Zweck“ der Antipoden darin erblicken will, daß sie einfach dazu dienten, die Plasmamasse des Embryosackes zu vergrößern, wenn sie von diesem resorbiert werden. Was für eine „Bedeutung“ einem solchen Zuwachs von seiten der oft ganz minim ausgebildeten drei Zellen zukommt, ist leicht einzusehen. Lötscher weist seinem ersten Typus der Antipoden (die Antipoden als nackte Protoplasten) als Hauptfunktion die Resorption des Nucellus zu und glaubt damit auch die Ansicht Billings' widerlegen zu müssen, der sagt, daß der Embryosack nach der Befruchtung die darunter liegenden Zellen des Leitungsgewebes auflöse (8). Diese Auflösung kommt aber, wo sie überhaupt stattfindet, den Antipoden der *Globulariaceae* und anderer von Billings erwähnter Familien sicher ebenso wenig zu, als den Antipoden der *Scrophulariaceae*. Ich habe schon im ersten Teil darauf aufmerksam gemacht, daß die Angabe Balicka-Iwanowskas (5, S. 59), die Antipoden „persistent jusqu'à la formation complète du haustorium chalazien“, unrichtig ist; denn satsächlich werden überall bei den *Scrophulariaceae* zuerst die Antipoden resorbiert und nachher das darunterliegende Gewebe. Die Auflösung des Nucellusrestes geschieht immer durch das vordringende Chalazahaustorium.

Lötscher (49) hat speziell 2 nicht näher bestimmte Arten von *Torenia* untersucht und ist dabei zu Ergebnissen gelangt, die mit den von Balicka-Iwanowska und mir für die *Scrophulariaceae* gewonnenen allgemeinen Regeln in Widerspruch stehen, sodaß ich mich veranlaßt sehe, einige Bedenken zu äußern. Er schreibt (S. 223): „In dem stielförmigen untern Teil (des Embryosackes) ist ein freier Antipodenkern in nicht immer gleicher Höhe zu sehen. Von dem zweiten und dritten Kern bemerkte ich nur in jüngern Samenanlagen undeutliche Spuren“. Zunächst ist es sehr auffällig, daß von den 3 Kernen nur ein einziger sich erhalten haben solle, da doch sonst überall bei den *Scrophulariaceae* entweder kein oder alle drei Kerne zur Bildung der Antipoden verwendet werden. Aus der in Fig. 26 Taf. II gegebenen Lage und Größe dieses Kerns könnte man zudem fast vermuten, es wäre der primäre Endospermkern unmittelbar nach der Verschmelzung der Polkerne, um so mehr, als dieser sonst in der betreffenden Figur nicht aufzufinden ist. Lötscher nimmt dann an, dieser Kern bilde die für diese Spezies typische eine Antipode, welche für die Resorption des schmächtigen Nucellus genüge, indes die andern nicht gebildet oder bald nach ihrem Entstehen dem übrigen Embryosackinhalt einverleibt würden. Er kann aber eine Abbildung dieser „Antipode“ erst auf einem Stadium geben, wo das Endosperm schon teilweise gebildet ist. Aus einer Vergleichung seiner Figuren 27, 28 und 29 mit den

von Balicka-Iwanowska und mir für die übrigen *Scrophulariaceae* gewonnenen Resultaten geht aber deutlich hervor, daß es sich hier nicht um eine Antipode, sondern höchst wahrscheinlich um ein Chalazahaustorium handelt. Bei keiner einzigen der untersuchten *Scrophulariaceae* erhielten sich die Antipoden so lange oder lagen direkt unter dem eigentlichen Endosperm und enthielten so große Kerne. An deren Stelle tritt stets, sobald das Endosperm einmal das Stadium von Fig. 27 und namentlich Fig. 28 erreicht hat, das Chalazahaustorium. Die Vermutung, daß Lötscher die betreffende Zelle falsch gedeutet habe, wird zur Gewißheit, wenn man seine Abbildungen 27—29 mit der von Balicka-Iwanowska für *Torenia Fournieri Deli et Sp. Nov.* gegebenen Figur 24 vergleicht, wo die Autorin eine genau gleich geformte und gelagerte Zelle mit ebenfalls 1 großen Kern als Haustoriumzelle abbildet, die unzweifelhaft durch die erste Querwandbildung vom übrigen Embryosackteil abgetrennt worden ist. Übrigens ist Lötscher über die Entstehung seiner vermeintlichen Antipode selber im unklaren, wenn er sagt (S. 251): „In welchem Stadium die Antipode ihre bleibende Gestalt erlangt, konnte nicht genau festgestellt werden; es scheint bald nach der Befruchtung der Fall zu sein. Von da an bleibt sich die Antipode bis in die ältesten Stadien ziemlich gleich“. Ebenso lassen seine Bemerkungen (S. 252): „An die frei in den Embryosack hineinragende Antipodenblase schließt sich das Endosperm so eng an, daß es beim Isolieren der Antipode daran hängen bleibt, während es sich von der Embryosackwand, bezw. dem Epithel leicht loslöst“, und: „Inhalt und Membranen des Endosperms verhalten sich chemisch wie die der Antipode“, keinen Zweifel mehr übrig, daß die „Antipode“ eine bei der ersten Teilung abgegrenzte Endospermzelle ist, welche die charakteristische Haustoriumfunktion übernommen hat. Die Antipoden der *Scrophulariaceae* können also sicher nicht als den Haustorien analoge Organe aufgefaßt werden. Sie repräsentieren nichts anderes, als ein rudimentäres weibliches Prothallium, wie es auch bei andern Familien festgestellt wurde, dem aber keinerlei Bedeutung und Funktion mehr zukommt.

2. Die Befruchtung.

Der Embryosack der *Scrophulariaceae* zeigt zur Zeit der Befruchtung sehr mannigfaltige Form und Größe, doch stimmt er hinsichtlich der einzelnen Teile mit dem allgemeinen Angiospermentypus überein. Der Eiapparat weist die gewöhnliche Zusammensetzung aus den zwei kürzern Synergiden und der etwas längern Eizelle auf. Er schließt sich in bezug auf die Lage seiner Kerne meistenteils der von Strasburger gegebenen Regel an, indem die Synergidenkerne gewöhnlich gegen die Basis zu gerückt sind, während der Eikern die Spitze der Zelle einnimmt. Sehr verschiedenes Verhalten zeigen die Polkerne. Bald kommt es zu einer Verschmelzung derselben (*Verbascum, Linaria, Antirrhinum, Scrophularia, Digitalis, Euphrasia, Pedicularis, Melampyrum pratense, Lathraea*), bald bleiben sie vollständig getrennt oder legen sich höchstens an einander (*Veronica,*

Melamp. silvaticum). Findet eine Verschmelzung zum primären Endospermkern statt, so geschicht sie bei den meisten der untersuchten Arten in der mittlern Region des Embryosackes. Der Ort derselben kann aber bei ein und derselben Art wechseln; so konnte ich bei *Pedicularis palustris* die Vereinigung nicht bloß in der Mitte, sondern auch im obern und sogar im untern Teil des Embryosackes beobachten. Eine auffallende Stellung nehmen in dieser Beziehung *Pedicularis foliosa* und *Tozzia alpina* ein, bei denen sowohl Vereinigung als auch Nichtvereinigung vorzukommen scheint. Shibata (71, 72) konnte bekanntlich dasselbe Phänomen bei *Monotropa uniflora L.* feststellen und glaubte den Grund dafür in der Einwirkung verschiedener Temperaturen gefunden zu haben. Ob es sich auch hier um Temperatureinflüsse handelt (das Material beider Pflanzen stammte aus einer Höhe von 1500—1800 m) oder ob die betreffenden Pflanzen Übergänge zwischen dem Freibleiben und dem Verschmelzen der Polkerne darstellen, muß dahingestellt bleiben. Immerhin neige ich eher zu letzterer Auffassung. — Der aus der Vereinigung der Polkerne hervorgehende primäre Endospermkern zeichnet sich noch mehr als jene durch seine Dimensionen und die Größe seines Nucleolus vor den andern Kernen aus und wandert fast immer ganz in die Nähe der Eizelle. Balicka-Iwanowska (5) wollte hierin ebenfalls eine ernährungsphysiologische Bedeutung erblicken. Ich habe jedoch schon im ersten Teil darauf hingewiesen, daß das Verbleiben des primären Endospermkerns in der Nähe der Eizelle sich nicht auf die Zeit unmittelbar nach der Befruchtung, sondern vor derselben bezieht und daß diese Zeit, wo der Kern auf das Ei „einwirken" würde, eine sehr kurze wäre. Übrigens bemerkt man während seiner Anwesenheit keine Verminderung seiner Substanz und Größe. Es scheint mir also völlig unbegründet, von einer Rolle des primären Endospermkerns bei der Ernährung der Eizelle sprechen zu wollen. Der Zweck dieser Wanderung scheint lediglich der zu sein, dem aus dem Pollenschlauch austretenden Spermakern möglichst nahe zu kommen. Auch die auffallende Größe des Nucleolus möchte ich nicht mit der Ernährung der Eizelle, sondern mit der nach der Befruchtung zu entfaltenden Teilungstätigkeit in Beziehung bringen und schließe mich völlig Ernst (16) an, wenn er sagt (S. 27): „Die ungewöhnlich starke Ausbildung der Nukleolen dieser Kerne, deren Vereinigungsprodukt eine intensive Teilungsfähigkeit zu entwickeln hat, spricht in hohem Maße für ihren Charakter als nukleäre Stoffwechselprodukte". Dies wird noch wahrscheinlicher, wenn man bedenkt, daß hier nicht bloß rasch auf einander folgende Teilungen in Betracht kommen, sondern daß auch zugleich Wandbildung erfolgt, bei der immer große Spindelanlagen nötig sind; denn daß die Nukleolarsubstanz zu der Entwicklung kinoplasmatischer Strukturen in enger Beziehung steht, darf jetzt wohl als sicher angenommen werden.[1])

Das Vordringen der Pollenschläuche zu den Samenanlagen und in die Mikropyle kann leicht beobachtet werden und wird bereits

[1]) Strasburger: „Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich". (Histol. Beiträge Heft VI. Jena 1900.)

von Schleiden, Hofmeister und andern Autoren jener Zeit erwähnt. Schwer zu sehen ist hingegen der Akt der Kernverschmelzung, da die Spermakerne nicht bloß sehr klein sind, sondern auch in einem undurchsichtigen, dichten, braunen Plasma eingebettet liegen, das bei der Befruchtung die Gegend des Eiapparates meist vollständig verdeckt und eine Beobachtung unmöglich macht. Trotzdem gelang es mir, bei einigen der untersuchten Pflanzen das Phänomen der „Doppelbefruchtung", d. h. die Verschmelzung des einen Spermakerns mit dem Eikern und die des andern mit dem primären Endospermkern, resp. den Polkernen, nachzuweisen, so bei *Linaria vulgaris, Digitalis purpurea, Pedicularis foliosa, Melampyrum silvaticum, Lathraea squamaria.* Die Spermakerne sind mehr oder weniger gekrümmt, bei *Melampyrum* sogar leicht gewunden und scheinen äußerst rasch mit den andern Kernen zu verschmelzen. Guignard und Strasburger (75) haben in den letzten Jahren wiederholt die Anschauung entwickelt, daß es sich bei der Befruchtung des primären Endospermkerns, resp. der Polkerne, nicht um eine eigentliche, sondern um eine „vegetative" Befruchtung („Pseudofécondation") handle, die offenbar nur den Zweck habe, jene Kerne zu einer raschen Weiterentwicklung anzuregen. Daß es weniger auf eine Übertragung erblicher Substanz, eine Amphimixis im Sinne Weismanns ankomme, wurde namentlich von Guignard betont, der darauf aufmerksam machte, daß Spermakern und Endospermkern ungleiche Chromosomenzahlen aufweisen. Diese Ansicht scheint mir eine Bestätigung in der Tatsache zu finden, daß bei der Teilung des Endosperms oft nicht die gesamte chromatische Substanz in die Tochterkerne einbezogen wird, sondern in größern und kleinern Stücken in der Spindel zurückbleibt, also jedenfalls ungleich auf die Tochterkerne verteilt wird (*Melampyrum*). Ähnliche Unregelmäßigkeiten in den Teilungen der Endospermkerne erwähnt Tischler (79) für *Corydalis cava.* — Wiederholt konnte bei der ersten Teilung des Endospermkerns ein Ausstoßen von Nukleolarsubstanz wahrgenommen werden, dessen Ursache jedenfalls in einem Überschuß dieser Masse in den großen Kernen zu suchen ist. Analoge Erscheinungen sind ja aus der botanischen Literatur zur Genüge bekannt. — Die Bildung des Embryo aus der befruchteten Eizelle erfolgt in normaler Weise. Die erste Teilung findet spät statt; oft verlängert sich die Zelle zu einem langen, dünnen Schlauch, bevor die kleine Embryokugel abgetrennt wird. Diese zerfällt alsdann durch zwei Längs- und eine Querteilung in Oktanten, die sich zunächst durch tangentiale Wände teilen. Während dessen gliedert auch die bei der ersten Teilung entstandene Trägerzelle an ihrem vordern Ende fortwährend neue Zellen ab, sodaß schließlich ein vielzelliger, manchmal ziemlich langer Embryoträger zu stande kommt, der die regelmäßig gebaute Embryokugel in das Endosperm einschiebt.

3. Die Endospermbildung.

Strasburger (75) faßt das Endosperm der Angiospermen als „fraktionierte Prothalliumbildung" auf, welche durch die

Befruchtung unterbrochen werde und sich erst nach derselben wieder fortsetze. Er möchte deshalb die mittlere Embryosackzelle, welche das Nährgewebe liefert, als „Endosperminitiale" bezeichnen. Die *Scrophulariaceae* gehören zu demjenigen Typus, der das Endosperm nur durch fortwährende Zellteilung bildet, und zwar beteiligt sich nicht überall die ganze „Endosperminitiale" an seiner Entstehung. Bei den Gattungen *Verbascum, Scrophularia* und *Digitalis* besitzen die ersten Endospermzellen ein völlig gleichartiges Aussehen und füllen in vier Längsreihen den ganzen Embryosack aus. Früh werden aber die obersten und untersten vier Zellen des jungen Nährgewebes von den weitern Teilungen ausgeschaltet, so daß also nur noch der zwischen ihnen liegende, allerdings größere Teil des Embryosackes sich in der Folge zum Nährgewebe entwickelt. *Linaria* und *Antirrhinum* gehen bereits einen Schritt weiter, indem hier durch die erste Querwandbildung zum vornherein ein etwa die Hälfte der Macrospore einnehmender unterer Teil abgeschnürt wird und nur der obere das Endosperm erzeugt. Es ist also offenbar eine Reduktion eingetreten, die noch deutlicher zu Tage tritt bei einer dritten Gruppe, welche die Gattungen *Alectorolophus* und *Lathraea* (teilweise) umfaßt, und wo nicht nur der untere Teil des Embryosackes zellenleer bleibt, sondern auch in der Mikropylgegend von Anfang an nur noch zwei Zellen ausgebildet werden, die sich in der Folge nicht mehr teilen. Die weitgehendste Reduktion treffen wir jedoch bei *Veronica, Euphrasia, Pedicularis, Melampyrum* und *Tozzia*. Hier wird durch zwei erste Querteilungen eine kleine Zelle aus dem mittlern Teil des Embryosackes herausgeschnitten, aus der allein das Nährgewebe hervorgeht, die also mit Hofmeister als „Endospermmutterzelle" aufgefaßt werden kann. Hofmeister scheint zwar bei Aufstellung dieses Begriffs von falschen Vorstellungen geleitet worden zu sein, wenigstens drückt er sich an verschiedenen Stellen so aus, als ob diese Mutterzelle frei im Embryosack entstehen würde und sich dann den Wänden desselben teilweise anlege; andernorts macht er freilich schon Andeutungen, daß sie eventuell durch zweimalige Querwandbildung entstanden sein könnte, doch äußert er sich nirgends mit Gewißheit. — Diese Zelle liefert regelmäßig durch Quer- und Längsteilungen vier Längsreihen symmetrisch angeordneter Zellen, deren Teilungen erst von einem gewissen Stadium an nicht mehr streng gesetzmäßig erfolgen. Bei allen untersuchten Gattungen entsteht ein wohl ausgebildetes Nährgewebe, das als Reservestoffe Stärke, Cellulose, Fett und Aleuron enthalten kann.

Diese Art der Endospermbildung durch bloße Zellteilung findet sich nicht nur bei einer Anzahl dikotyler Familien, sondern auch bei manchen Monokotylen; eine ausführliche Aufzählung der betreffenden Familien gibt Hofmeister (35). Wir können sie aber wohl kaum gegenüber andern Formen als primitiven Typus auffassen, wie dies Campbell für die *Araceae* tut, wenn er sagt (10, S. 21): „The early development of a solid endosperm seems to be a pretty constant character in all the forms yet examined, and is an important one. A comparison with the prothallial tissue of

Isoëtes or *Selaginella* is inevitable, and is probably represents a primitive condition as compared with most Angiosperms." Auch die Erscheinung, daß oft ein großer Teil der Macrospore nicht zur weitern Prothalliumbildung benützt wird, scheint in den verschiedensten Zweigen des Systems sich zu finden. Bereits Hofmeister gibt eine große Zahl solcher Fälle an, wo entweder ein oberer oder ein unterer Teil des Embryosackes zellenleer bleibt. Hegelmaier (27) fand das gleiche Phänomen auch in Embryosäcken, welche das Endosperm nicht durch Teilung bilden, so bei *Linum*. Große Ähnlichkeit mit den *Scrophulariaceae* weist das Verhalten des Embryosackes von *Balanophora elongata* auf, wo nach Treub (84) ebenfalls nur die obere der durch die erste Querwand entstehenden zwei Endospermzellen sich weiter teilt. Dasselbe findet sich nach Guignard (21) bei gewissen *Santalaceae* und nach Johnson bei *Saururus cernus* (41). Als weitere Beispiele mögen noch *Sagittaria variabilis* nach Schaffner (66) und *Castalia odorata* und *Nymphaea advena* nach Cook (13) genannt werden. Offenbar handelt es sich in all den genannten Fällen um eine Arbeitsteilung, die in dem Maße weiter schritt, als gewisse Teile des Embryosackes besondere Funktionen übernahmen.

4. Die Haustorien.

Hand in Hand mit der fortschreitenden Reduktion des Endosperms auf gewisse Teile des Embryosackes geht die Ausbildung von Haustorien, so daß letztere geradezu als Ursache jener besonderen Art der Nährgewebeentwicklung aufzufassen sind. Ihrer Entstehung nach sind sie einfache Endospermzellen, die bei den ersten Teilungen abgeschnürt werden und schnell ihre Teilungsfähigkeit einbüßen. Ihre Lage ist eine streng gesetzmäßige am obern und untern Pol des Embryosackes. Bei *Verbascum*, *Scrophularia* und *Digitalis* finden wir an diesen Stellen stets 4 Zellen, die aus den ersten Teilungen des primären Endospermkerns hervorgehen und sich von den übrigen Endospermzellen durch ihre Form und Größe, sowie durch den starken plasmatischen Inhalt unterscheiden. *Linaria* und *Antirrhinum* entwickeln an Stelle der vier Chalazahaustorialzellen nur noch eine einzige mit meist 2 Kernen, die schon bei der ersten Teilung abgetrennt wird; in der Mikropylregion besteht das Haustorium hingegen hier noch aus 4 Zellen, die sich jedoch hinsichtlich ihrer Form kaum von den andern Nährgewebszellen unterscheiden, wohl aber stets mehr und stärker färbbares Plasma enthalten, ein Zeichen, daß sie wirklich als Haustorien „funktionieren". Die stärkste Entwicklung der Haustorien weisen jedoch die Gattungen *Alectorolophus*, *Lathraea*, *Veronica*, *Euphrasia*, *Pedicularis*, *Melampyrum* und *Tozzia* auf. Aber auch hier lassen sich wieder verschiedene Stufen der Ausbildung unterscheiden. Während bei *Alectorolophus* und teilweise auch bei *Lathraea* an Stelle der 4 Mikropylhaustorialzellen 2 getreten sind, deren jede 2 Kerne enthält, findet sich bei allen übrigen immer nur eine einzige mit 4 Kernen. Man darf wohl angesichts dieser verschiedenen

Grade der Haustorienentwicklung behaupten, daß in diesen Teilen des Embryosackes eine Rückbildung der Zellteilung erfolgt ist, daß also die 2- und 1zelligen Haustorien phylogenetisch von den 4zelligen abzuleiten seien. Diese Hypothese gewinnt durch einige weitere Tatsachen der ontogenetischen Entwicklung an Wahrscheinlichkeit. Bei *Alectorolophus* wird die oberste Zelle regelmäßig noch durch eine Längswand geteilt; der Kern einer jeden der so entstehenden zwei Zellen geht hierauf noch eine Teilung ein, die Ausbildung der zweiten Längswand, wie sie für *Verbascum* u. a. charakteristisch ist, unterbleibt jedoch. Bei der weitern Entwicklung dieses 2zelligen Haustoriums tritt nun die eigentümliche Erscheinung auf, daß die Längswand in ihrem obern Teil durchbrochen wird und beide Teile in Kommunikation treten. Noch bezeichnender ist das Verhalten von *Lathraea*, wo bald eine Längswand angelegt wird und dann 2 Haustoriumzellen mit je 2 Kernen entstehen, die später ebenfalls kommunizieren, bald aber auch diese Längsteilung unterbleibt, also eine 4kernige Haustoriumzelle ausgebildet wird. Rascher scheint die Reduktion des 4zelligen Haustoriums der Chalazagegend erfolgt zu sein; wir sehen schon bei *Linaria* und *Antirrhinum* an dieser Stelle nur noch eine einzige Zelle, deren Kernzahl nie 2 überschreitet. Diese stärkere Rückbildung der Kern- und Zellteilungen erscheint uns leicht verständlich, sobald wir uns über die Ursachen der Haustoriumbildung einmal klar sind. —

Es ist eine sowohl im Pflanzen-, als auch im Tierreich weit verbreitete Erscheinung, daß Zellorganismen, die eine über das gewöhnliche Maß hinausgehende Ernährung erleiden, einen Teil ihrer Fähigkeiten einbüßen, ja schließlich zu grunde gehen können. So zeigte, um nur einen Fall aus dem Tierreich anzuführen, R. Hertwig für gewisse *Protozoen* (32), daß sie bei Überfütterung stark an Größe zunehmen und darauf absterben können. Magnus (51) konnte bei seinen Mycorrhizastudien in den verdauenden Zellen von *Neottia nidus avis L.* eine Überernährung mit darauf folgender Degeneration feststellen. Bei Gallenhypertrophieen kommt es nach Küster (45) ebenfalls zu einer reichlichen Nahrungszufuhr, die sich in enormer Anhäufung von Eiweißmaterial, Stärke und andern Stoffen kund gibt. Namentlich auffallend treten solche Erscheinungen in den Riesenzellen zu Tage, die zu ganz abnormer Größe heranwachsen und dabei ihre Teilungsfähigkeit einbüßen.

Bei den Endospermhaustorien der *Scrophulariaceae* haben wir es ohne Zweifel mit ganz analogen Erscheinungen zu tun. Diese Zellen liegen da, wo der Nährstrom in den Embryosack eintritt und zwar sind dies, wie ich weiter unten noch zeigen werde, höchst wahrscheinlich die einzigen Stellen, wo nach der Befruchtung Nahrung zugeführt wird. Zieht man ferner in Betracht, daß diese Zufuhr eine sehr beträchtliche und lang andauernde ist, so kann wohl kaum bestritten werden, daß sich schließlich ihr Einfluß auf die Gestalt und Funktion der an der Eingangspforte liegenden Zellen geltend mache. Es ist wohl denkbar, daß dieser konstant auftretende Reiz auch in der phylogenetischen Entwicklung von Bedeutung werden mußte, derart, daß die durch ihn erzeugten Veränderungen sich

vererben und in der Folge steigern konnten. Welche andern Bedingungen dabei noch mitspielen, daß bei den einen Gattungen diese Zellveränderungen nur gering, bei den andern hingegen sehr ausgeprägt erscheinen, kann zur Zeit noch nicht mit Sicherheit entschieden werden. Es wurde zwar schon von verschiedenen Seiten betont, daß der Saprophytismus oder Parasitismus, also äußere Erscheinungen, ihre Wirkung auch auf die innern Organe und so auch auf die Haustorien geltend gemacht hätten. So schreibt z. B. Balicka-Iwanowska (5. S. 59): „Chez les *Rhinantheae* tout prend des proportions plus considérables: l'épaisseur du tégument, les noyaux endospermiques agrandis, enfin le développement des haustoriums. Ces caractères semblent se rattacher au semi-parasitisme de cette famille". Auch Goebel (18), Moebius (55, 56) und andere machen wiederholt auf das Zusammentreffen von Parasitismus und Abnormität in der Ausbildung der Sexualorgane aufmerksam. Dieses ist allerdings oft sehr auffallend und scheint manchenorts in der Tat in ursächlichem Zusammenhang zu stehen. Treub (82) glaubt z. B. die starke Reduktion der Samenanlage der *Loranthaceae* auf den Einfluß des „äußern" Parasitismus zurückführen zu können. Auch die parasitären *Balanophoraceae* weisen in ihrer Reproduktion manche Eigentümlichkeiten auf (Treub 84). Sehr an die *Scrophulariaceae* erinnern aber namentlich die *Santalaceae*, eine bekanntlich ebenfalls hemiparasitische Familie. Hier dringt nach Guignard (21) der Embryosack mit seinem untern Ende bereits vor der Befruchtung tief in das Gewebe der Placenta ein, bildet also ein Haustorium. Sein primärer Endospermkern zeigt dieselben ins Auge fallenden Größenunterschiede wie bei den *Rhinantheae*. Nach der ersten Teilung bleibt der ganze untere Teil des Embryosacks zellenleer und steigt in der Folge noch beträchtlich in das Placentagewebe hinab. — Anderseits fehlt es aber auch nicht an Beispielen, wo solche eigentümliche Bildungen vorhanden sind, die parasitische oder saprophytische Lebensweise aber fehlt. Gerade in der Familie der *Scrophulariaceae* kann diese Tatsache beobachtet werden: *Veronica* entwickelt eines der stärken Haustorien und doch ist sie, soviel mir bekannt, weder eine holo-, noch eine hemiparasitische Pflanze. Es wäre ja immerhin denkbar, daß sie von einer Form abstammen würde, die dem Parasitismus ergeben war. Doch möchte ich vorläufig die Frage, ob die stärkere Ausbildung der Haustorien dem Parasitismus zuzuschreiben sei, noch unbeantwortet lassen. Soviel scheint mir hingegen sicher, daß sie einem durch den bestimmt lokalisierten Nährstrom bedingten Reiz ihre Entstehung verdanken. Dafür spricht die Tatsache, daß bei den 1- und 2zelligen Haustorien die Kernteilungen noch in ganz normaler Weise erfolgen, die bei den 4zelligen Haustorien sonst eintretende nachherige Scheidewandbildung aber ganz oder teilweise unterbleibt. Es sind dies Erscheinungen, die den durch gleiche Ursachen bedingten Hemmungsbildungen vollkommen entsprechen. Daher stehe ich auch nicht an, das erste Stadium der vielkernigen Haustorien als solche zu bezeichnen. Daß dieselben in der Chalazagegend intensiver ausgeprägt erscheinen, sodaß nur noch eine Kernteilung erfolgt, scheint

mir mit dem eben gegebenen Erklärungsversuch übereinzustimmen. Es mußte hier zu einer stärkern Hemmung kommen, da das Chalazaende des Embryosackes ja am Ende des Leitungsstranges liegt, also gerade da, wo unzweifelhaft die stärkste Nahrungszufuhr erfolgt und daher auch von jeher der größte Reiz ausgeübt wurde. Allein die Haustorien können nicht als bloße Hemmungsbildungen aufgefaßt werden, denn sie erleiden im weitern Wachstum der Samenanlage Veränderungen, die auf eine andere Kategorie pathologischer Phänomene hinweisen: auf die Hypertrophieen. Diese sind wohl, „physiologisch“ betrachtet, das Primäre, d. h. die erste unmittelbare Folge der reichlichen Ernährung. So finden wir sie bei den einzelnen Zellen der Haustorien von *Verbascum, Scrophularia, Linaria* (Mikropylhaust.) und *Digitalis*. Während bei *Linaria* die vier Zellen noch gar nicht hypertrophiert erscheinen, wohl aber ihre Kerne leicht, tritt uns bei *Verbascum* bereits eine Formveränderung derselben entgegen, die sich bei *Scrophularia vernalis* noch steigert, um schließlich bei *Digitalis* ihre höchste Stufe zu erreichen. Auch die sich stark vergrößernden Endospermzellen am Chalazaende von *Veronica chamaedris,* die erst nachträglich ihre besondere Form erlangen, sind nichts anderes, als solche Hypertrophieen. Noch weiter gehen sie aber bei den mehrkernigen Haustorien. Wir sehen, wie diese sich vergrößern und oft tief in das Gewebe eindringen, immer dem Nahrungsstrom, als dem Reiz, entgegenwachsen. Ich möchte also die Endospermhaustorien der *Scrophulariaceae* (und dies trifft wohl auch noch für andere Familien zu) teilweise als Hypertrophieen, teilweise als Hemmungsbildungen und Hypertrophieen, die im Laufe der phylogenetischen Entwicklung in bestimmter, für fast jede Gattung, manchmal auch Art, charakteristischerweise erblich fixiert wurden und mit steigender Ausbildung zugleich eine raschere und intensivere Nahrungszufuhr ermöglichten, auffassen.

Für diese Auffassung als Hypertrophieen spricht auch das den Haustorien eigentümliche, höchst auffällige Verhalten der Kerne. Dasselbe ist, entsprechend den verschiedenen Stufen der Haustorienausbildung, ein sehr verschiedenes. Nur geringe Veränderungen erfährt der Kern bei den *Pseudosolaneae* und *Antirrhinoideae*, sehr starke dagegen bei den *Rhinanthoideae*. Dabei erhalten die Kerne eine fast für jede Gattung ganz charakteristische Struktur, sodaß ich Magnus (51) völlig beipflichte, wenn er sagt, in der Struktur der hypertrophierten Kerne kämen die individuellen Eigenschaften zum Ausdruck. Im allgemeinen erfolgt immer zuerst eine starke Zunahme der chromatischen Substanz, die in meist groben, scharf umschriebenen Körnern auftritt, verbunden mit intensivem Wachstum des Nucleolus und des ganzen Kerns. Später nimmt der Kern oft flockige Struktur an, die Umrisse der Chromatinstücke werden undeutlich, oft auch die des Kerns; er erhält unregelmäßige, amoeboide Gestalt, ebenso das Kernkörperchen, welch letzteres sich einschnüren und in mehrere kleine Nukleolen teilen kann. Selbst der ganze Kern bekommt gelegentlich ein zerklüftetes Aussehen und zerfällt in Stücke *(Veronica)*. — Die Veränderungen, welche der Zellkern

in Zellen, die eine reichliche Ernährung erleiden, erfährt, sind bisher hauptsächlich auf zoologischem Gebiete beobachtet und beschrieben worden; doch hat auch die Botanik angefangen, ihnen ihr Interesse zuzuwenden. Von Arbeiten aus dem erstgenannten Gebiete möchte ich namentlich die von Korschelt (44) anführen. Dieser Autor fand, daß die Kerne von Eizellen nach jener Gegend hin Fortsätze ausstrecken, von welcher die Zellen Substanz aufnehmen. Dabei verliert der Kern an diesen Stellen oftmals seine scharfe Umgrenzung und scheint mit seiner Substanz unmittelbar in das Plasma überzugehen. Auch starke Strukturveränderungen treten auf, die chromatische Substanz häuft sich im Innern an und der Kernkörper verändert seine Gestalt. Ähnliche Erscheinungen konnten bei sezernierenden Zellen festgestellt werden. Eine eingehende Beschreibung der Kernveränderungen in pflanzlichen Zellen gibt Magnus (51) in seinen Mycorrhizastudien. Die Kerne der „Verdauungszellen" nehmen hier ein amoebenartiges Aussehen, das ganz an dasjenige gewisser Haustorienkerne erinnert, an und erhalten großkörnig flockige Struktur. Auch die Kerne der „Pilzwirtzellen" zeigten hie und da vorübergehend ähnliche Bilder, wenn sich der Einfluß der „Verdauungszellen" auf sie bemerkbar gemacht habe. Bei der Heteroderagallenbildung finden sich nach Tischler (81) in den großen plasmareichen Zellen ebenfalls umfangreiche, unregelmäßig gelappte, zahlreiche Nukleolen enthaltende Kerne. Auch Prillieux[1]) konnte in den durch experimentelle Eingriffe erzeugten Riesenzellen von Keimpflanzen Kerne nachweisen, deren Oberfläche stark gelappt und oft ganz zerklüftet war, die also denjenigen in den Haustorien von *Veronica* sehr ähnelten. Schließlich weise ich noch auf die von H. Huss beschriebenen Strukturveränderungen der Antipodenkerne hin (38). Wesentlich anderer Natur sind dagegen die von Rosenberg (60) angeführten Kernveränderungen in den Drüsenzellen von *Drosera*. Dieser Forscher konnte zwar bei Fütterung mit Fleisch- und andern Substanzen ebenfalls eine Zunahme der chromatischen Substanz beobachten, die Nukleolen und die Kerngröße verhalten sich aber gerade entgegengesetzt, sie nehmen ab. Auch die Angaben von Schniewind-Thies (70) über die Kerne der Septalnektarien lauten teilweise ähnlich. Die Kerne nehmen hier gebuchtete, gelappte, zackige, verzweigte Gestalt an und lösen die Kernwand teilweise auf, treiben sogar im Stadium der höchsten Sekretion pseudopodienartige Fortsätze und zerfallen zuweilen in mehrere Stücke. Chromatin und Nukleolen können aber sowohl zu- als auch abnehmen.

Über die Rolle, welche die Kerne der Haustorien spielen sollen, äußert sich Balicka-Iwanowska (5) wie folgt (S. 67): „Nous sommes à même de confirmer l'opinion de certains auteurs qui attribuent au noyau un rôle considérable dans la nutrition. Dans mes recherches j'ai pu constater effectivement qu'il se dirige toujours vers la partie, où la nutrition est plus forte". Die Autorin schließt sich also damit der namentlich von Haberlandt (23) begründeten

[1]) Zitiert bei Küster (45).

Ansicht an, daß viele Funktionen der Zellen vom Zellkern abhängig seien. Haberlandt betont auch, daß die Mehrkernigkeit der Zellen mit ihrer bedeutenden Größe in Beziehung stehe. — Man wäre geneigt — und bei vielen Forschern scheint dies auch der Fall zu sein — den Kernen der Haustorien, da sie oft in Mehrzahl vorkommen, eine entsprechende wichtige Rolle zuzuschreiben. Dies tut auch Magnus: welcher in der in den letzten Stadien eintretenden Fragmentation eine zweckdienliche Verteilung der Kernsubstanz in der ganzen Zelle" erblickt, bei der es sich weniger um eine „Erbgleichheit der Stücke", als um eine bloße Vermehrung der Substanz handle. Ich habe bereits zu zeigen versucht, daß die Mehrkernigkeit dieser Zellen als Ausdruck der „Hemmung" aufzufassen sei. Wir finden z. B. bei *Digitalis* sehr große Zellen und doch enthalten sie nur einen Kern. Ebenso verhält es sich mit den Haustorienzellen von *Scrophularia vernalis.* Anderseits weist das Mikropylhaustorium von *Euphrasia odontitis* wohl 4 Kerne auf, bleibt aber während der ganzen Entwicklung des Samens relativ klein und vermag keine seitliche Aussackung zu treiben. Wenn wir bei verschiedenen Pflanzen die Ausdehnung des Mikropyl- und des Chalazahaustoriums vergleichen, kann leicht beobachtet werden, daß das Mikropylhaustorium oft keine stärkere Ausbildung erreicht als das Chalazahaustorium, obschon es 4 Kerne und dieses nur 2 enthält. Es scheint mir dies daraufhin zu deuten, daß die Größe der Haustoriumzellen nicht von der Zahl der Kerne abhängig ist. Ob die Kerne bei dem Wachstum dieser Zellen, namentlich bei Bildung der Aussackung, in dem Maße beteiligt seien, wie es Haberlandt (23) für die Entstehung der Haare usw. angibt, scheint mir ebenfalls zweifelhaft. Man bemerkt ja allerdings, daß bei Beginn der Mikropylausstülpung in der Regel etwa 2 Kerne sich an der betreffenden Stelle vorfinden. Allein es wäre ebenso gut möglich, daß sie einfach dem durch den Nahrungsstrom auf sie ausgeübten Reiz Folge leisten würden. Und dies scheint mir seine Bestätigung darin zu finden, daß nach und nach meist alle 4 Kerne in das laterale Haustorium einwandern, d. h. sich dahin begeben, wo die reichste Nahrungszufuhr erfolgt. Das weitere Wachstum des Haustoriums ist aber nicht von der Zahl der Kerne abhängig, es können im fertigen Zustande ebenso gut bloß 2 Kerne darin angetroffen werden, als deren 4. Bei *Euphrasia odontitis* liegen ja wohl manchmal 4 Kerne nahe der schwachen Ausbuchtung und trotzdem vermag diese nicht, sich wie bei *Euphrasia Rostkoviana* weiter zu entwickeln. Es soll damit keineswegs bestritten werden, daß der Kern beim Wachstum der Membran eine gewisse Rolle spiele. Nur möchte ich hervorheben, daß die Stärke des Wachstums der Haustorien nicht durch die Zahl der Kerne bedingt sei, sondern daß andere Faktoren maßgebend sind, wohl die Stärke des durch die Ernährung ausgeübten Reizes. Zudem erfolgt dieses Wachstum des Haustoriums oft noch auf einem Stadium, wo der Kern wohl kaum mehr eine entsprechende Funktion ausüben kann. Ich erinnere nur an die eminente Entwicklung des Mikropylhaustoriums von *Veronica hederifolia,* das immer noch wächst, wenn

die Kerne bereits stark zerfallen und degeneriert sind und auch häufig sehr weit von seiner Spitze entfernt liegen. Es können wohl kaum Zweifel gehegt werden, daß die Größe des Haustoriums mit der Menge der zugeführten Nahrung in Zusammenhang steht, denn diese muß angesichts der starken Entwicklung des Endosperms und der zahlreichen Reservestoffe, eine ausnahmsweise große sein. Ich weise noch auf die Fälle hin, wo kaum behauptet werden kann, daß das Wachstum des Haustoriums vom Kern abhängig sei. Guignard (21) beschreibt für *Thesium divaricatum,* daß das Haustorium sich tief in die Placenta hinab erstrecke und einen Kern enthalte; nach seinen Figuren 19—22 Taf. 13 liegt derselbe während der ganzen Entwicklung aber immer direkt unter dem Endosperm, also sehr weit von der vorwachsenden Spitze entfernt. Nach Billings (8) wachsen bei gewissen *Globulariaceae* Teile des Haustoriums fadenförmig aus, ohne daß Kerne hinein wanderten; diese bleiben in der Zentralplasmamasse zurück. Dasselbe konnte ich bei *Alectorolophus* beobachten, wo die bereits stark hypertrophierten Kerne dem Haustorium nur eine Zeit lang folgen, aber nicht in die Verzweigung einwandern.

Die Gestalts- und Strukturveränderungen, welche die Kerne erleiden, betrachte ich als eine Folge der reichen Ernährung, als einen krankhaften Zustand derselben, nicht aber als den Ausdruck einer höchst gesteigerten „Aktivität“, welche die Stoffwechselprozesse beherrsche. Ich muß mich auch der Ansicht von Magnus (51) entgegenstellen, der die Chromatinansammlung „morphologisch“ als den Anfang der indirekten Teilung betrachtet und auch die spätere Fragmentation noch mit jener in Zusammenhang bringen möchte (S. 250): „Die innere Abstoßung, die den Kern auf seine normale Größe zurückzubringen strebt, scheint auch jetzt noch die Hälften nunmehr auf direktem Wege auseinander zu treiben“. Die Bilder, welche die Haustorienkerne im ersten Stadium darbieten, haben aber mit denjenigen bei der indirekten Kernteilung nichts zu tun; das Chromatin verhält sich wesentlich anders, es ist in viel reicherem Maße vorhanden, besteht aus gröberen Körnern, die aber nicht immer zu deutlichen Fäden angeordnet sind und zudem nimmt ja der Nucleolus während der ganzen Zeit beständig an Größe zu. Die später stattfindende Fragmentation ist die letzte Folge einer starken Hypertrophie und nur als ein bloßes „Zerfallen“ aufzufassen, das von der direkten Teilung anderer Kerne wohl zu unterscheiden ist. Es ist kaum anzunehmen, daß der hypertrophierte Kern bei der weitern Nahrungsleitung und Verdauung noch eine wichtige Rolle spiele. Ich möchte vielmehr zu der Ansicht Chodats hinneigen, der die besondern Strukturveränderungen der hypertrophierten Kerne als einen Ausdruck ihrer Reaktion auf die Aktivität des umgebenden Plasmas ansieht, wobei sich die Kerne der verdauenden Tätigkeit des Protoplasmas zu erwehren hätten (12). Mit der Annahme eines solchen „sich-Wehrens“ des Kerns gegenüber den durch das Plasma erzeugten Fermenten würde auch die Erscheinung in Einklang zu bringen sein, daß in spätern Stadien, wenn offenbar die Reaktionsfähigkeit erlahmt ist, sehr oft eine beträchtliche

Abnahme der chromatischen Substanz konstatiert werden kann. Immerhin glaube ich, daß es sich bei der so eminenten Größen- und Inhaltszunahme der Kerne nicht bloß um den Ausdruck der Reaktion gegenüber dem Plasma handelt, sondern daß zugleich auch ein eigentliches Schmarotzen der Kerne im Medium stattfinde, das vereint mit dem Bestreben, auf die schädlichen Fermente zu reagieren, zu gleichen Hypertrophieen und zur vollständigen Degeneration führt, wie dies für im Übermaß ernährte Protozoen, Gallenzellen usw. bekannt ist. —

Das Vorkommen von Endospermhaustorien scheint eine im Pflanzenreich ziemlich verbreitete Erscheinung zu sein, die aber erst durch die Arbeiten der Goebelschen Schule die ihr zukommende Beachtung gefunden hat. Balicka-Iwanowska (5) wies sie außer für die *Scrophulariaceae* noch für die *Gesneraceae*, *Pedalinaceae*, *Plantaginaceae* und *Campanulaceae* nach. Nach Billings (8) finden sich Haustorien auch bei den *Linaceae*, wo ein Teil des Embryosackes abgeschnürt wird und einige freie Endospermkerne erhält, noch bevor Zellbildung zum Endospermgewebe stattfindet; ähnlich verhalten sich gewisse *Polemoniaceae*. Sehr an die *Scrophulariaceae* erinnern die Befunde bei den *Globulariaceae*, wo das Mikropylhaustorium ebenfalls 4, das Chalazahaustorium 2 oder 4 Kerne enthält. Von weitern Familien mit Haustorien nennt Billings noch die *Lobeliaceae* und *Goodeniaceae*. Merz (54) erwähnt Endospermhaustorien auch für die Utricularieen, Lang (46) für *Polypompholyx* und *Byblis gigantea*, Artopoeus (3) für die *Ericaceae*, Treub (83) für die *Verbenaceae*. Bei den *Santalaceae* entstehen sie nach Guignard (21) schon vor der Befruchtung. Hegelmaier (25) fand bei *Agrostemma githago* und *Stellaria holostea* mit der Bildungsgeschichte des Endosperms in Zusammenhang stehende Divertikel, welche in das Nucellusgewebe eindringen und sich bis zur Samenreife verlängern. Ein großes Chalazahaustorium mit stark hypertrophiertem Kern, welches tief in das Perisperm sich einsenkt, findet sich nach Johnson (41) bei *Saururus cernuus L.* Von weitern Haustorienbefunden mögen noch die von Cook (13) und York (93) bei den *Nymphaeaceae* und von M. Benson (7) bei gewissen *Amentiferae* genannt werden. Eine große Zahl von Angaben sind noch anzuführen, die Hofmeister schon machte und die in neuester Zeit teilweise bestätigt wurden, bei denen aber in der Regel nur von einer „Abtrennung eines Teils des Embryosackes vom übrigen Endosperm" gesprochen wird. Die gegebenen Beschreibungen lassen zwar oft vermuten, daß es sich auch um Haustorien handle, immerhin ist noch zu untersuchen, ob wirklich eine haustoriale „Funktion" ausgeübt werde. So gibt Treub (84) für *Balanophora elongata Bl.* an, daß die untere der zwei ersten Endospermzellen keine weitern Zellteilungen, selten noch eine Kernteilung eingehe. Dasselbe beobachtete Schaffner (66) bei *Sagittaria variabilis.* Zum Schlusse erwähne ich noch einige Fälle, wo die Haustorien ebenso auffallende Größe, wie bei gewissen *Scrophulariaceae* erreichen, aber von ganz anderem morphologischem Werte sind. Hofmeister (34) entdeckte, daß bei *Calendula* eine Synergide zum Haustorium auswächst. Nach Leidicke (47)

treibt der Vorkeim von *Tropaeolum majus* zwei starke Wucherungen, deren eine mittelst eines zellhautlösenden Enzyms die Samenschale durchbricht und in die Fruchtwand eindringt, während die andere die Placenta aufsucht und auf eine weite Strecke dem Leitbündel folgt. Beide hätten die Aufgabe, Kohlehydrate in Form von Zucker zuzuführen. Eine äußerst merkwürdige Art der Haustorienbildung hat Longo (50) bei *Cucurbita pepo* gefunden, wo der Pollenschlauch an der Basis des Nucellushügels eine Art Blase bilden soll, von welcher blind endigende Äste abzweigen, das innere Integument durchqueren, zwischen den beiden Integumenten verlaufen und oft auch in das äußere eindringen. Die Ausbildung dieses Haustoriums ist jedoch keine erblich fixierte, sondern hängt ganz von äußern Umständen ab. Ist nämlich im Nucellushals keine Stärke vorhanden, bildet sich auch keine Blase; sind nur ganz kleine Stärkekörner da, entsteht wohl eine Blase, aber keine Verästelung. Dieses Beispiel zeigt klar und deutlich, daß die Bildung der Haustorien durch einen Nahrungsreiz verursacht wird, daß also die Haustorien Hypertrophien parasitischer Natur darstellen.

5. Umwandlung von Plasma in Cellulose.

Schacht war der erste, der eine Umwandlung von Plasma in Cellulose entdeckte, und zwar in der „Aussackung", d. h. dem lateralen Haustorium von *Pedicularis silvatica.* Seither haben sich die Befunde hierüber bedeutend vermehrt. Schon seit längerer Zeit bekannt ist das Vorkommen von Cellulosebalkennetzen bei *Veronica triphyllos, hederifolia, Plantago lanceolata, Caulerpa,* sowie die Umwandlung von Plasma in Cellulose bei *Verbascum, Azolla* usw. Tischler (79) fand dieselbe Erscheinung auch in der Samenschale von *Corydalis cava;* andere Fälle sind da und dort im Pflanzenreich noch bekannt geworden. Innerhalb der Familie der *Scrophulariaceae* gelang es mir, diese Umwandlung auch noch bei *Pedicularis verticillata, recutita, tuberosa, Veronica chamaedris, Bartsia alpina, Digitalis purpurea, ambigua* nachzuweisen. Während sie aber bei *Pedicularis* sehr deutlich zu Tage trat, offenbar auch bei den nicht untersuchten Vertretern der Gattung sich findet, traf ich sie bei den übrigen genannten Pflanzen nur in schwacher, manchmal äußerst zarter Ausbildung an. Über die Bedeutung der Cellulosebildung ist schon viel hin- und hergestritten worden; soviel scheint sicher, daß sie in den verschiedenen Abteilungen des Pflanzenreichs eine verschiedene Rolle spielt. Nach Janse (39) sollen die Cellulosebalken von *Caulerpa* dazu dienen, die beiden Blattflächen, die sonst durch den Turgor auseinander getrieben würden, zusammenzuhalten und sie so vor Schädigung zu bewahren; sie hätten also eine mechanische Funktion. Er widerspricht damit der Meinung Nolls,[1]) der den Zweck der Balkenbildung in einem erleichterten Stoffaustausch erblickt. Magnus (51) betrachtet die Cellulosebildung in den von Pilzen befallenen Zellen von *Neottia* und andern als ein Schutzmittel gegen

[1]) Noll: „Über die Funktion der Zellstofffasern von *Caulerpa prolifera*". (Arbeiten aus d. bot. Instit. Würzburg. Bd. III. 1888.) Zitiert bei Janse (39).

den Eindringling oder möglicherweise als ein vom Eindringen des Pilzes unabhängiges Ausscheiden von überflüssigem Baumaterial. Tischler (80) faßt diese Prozesse als senile Vorgänge, die sich in unbrauchbaren oder zu totem Gewebe verwendeten Zellen abspielen, auf. Für die letztere Auffassung sprechen in der Tat verschiedene Faktoren. Es ist dabei nicht ausgeschlossen — was auch Tischler für die Cellulosebildung in den Samenschalen sagt —, daß das Balkenwerk eine mechanische Funktion, wie bei *Caulerpa*, ausüben könne. Für eine solche spricht sein Auftreten in den extraovularen Teilen bei *Veronica hederifolia*, wo die zarten, plasmatischen Organe einer Festigung bedürfen und auch die periphere Ansammlung der Balken darauf hin zu deuten scheint. Ob aber die Cellulosebalken in den Haustorien von *Pedicularis, Bartsia* usf. eine gleiche Funktion haben, scheint mir fraglich. Man kann sich hier die Notwenigkeit eines solchen Gerüstes nur sehr schwer vorstellen und fragt sich unwillkürlich, warum es alsdann in den einen Haustorien nötig sei und in den andern nicht! Denn *Euphrasia* und *Tozzia*, die ganz ähnliche Haustorien wie *Pedicularis* besitzen, haben z. B. keine Cellulosebalken; ebenso fehlen diese in den Chalazahaustorien. Es wäre möglich, daß das Vorkommen oder Nichtvorkommen im Mikropyl- und Chalazahaustorium ein und derselben Pflanze mit der Nahrungszufuhr zusammenhinge; man kann nämlich beobachten, daß in jenen Fällen, wo im Mikropylhaustorium ein Cellulosenetz ausgebildet wird, hier die Nahrungszufuhr meist schon abgenommen zu haben scheint und hauptsächlich noch durch den Leitungsstrang zum Chalazaende erfolgt. Immerhin bleibt dies eine bloße Vermutung, sodaß gegenwärtig über die „Zweckdienlichkeit“ der Cellulosebildung in den Haustorien nichts Bestimmtes geäußert werden kann; eher möchte ich behaupten, daß eine solche überhaupt nicht vorhanden sei; denn auch die extraovularen Haustorienteile genießen wohl genug Schutz von seiten der Fruchtwand. Dagegen scheint es mir unzweifelhaft, daß es sich hier um senile Vorgänge handelt, wie Tischler betont; denn auf dem Stadium, wo die Cellulosebildung eintritt, zeigt die Zelle unläugbare Spuren höchster Degeneration des Kerns und fällt alsdann bald dem Tode anheim. Ich kann daher, wie Tischler, dem Kern keine aktive Beteiligung am Vorgang der Cellulosebildung, wie es Magnus (51) tut, zuschreiben.

6. Die Entwicklung der Samenschale.

Die *Scrophulariaceae* besitzen, wie die Mehrzahl der Sympetalen überhaupt, nur 1 Integument, welches durchwegs beträchtliche Größe erreicht. Der Nucellus nimmt am Aufbau des Samens keinen Anteil, die Samenschale setzt sich also nur aus Integumentgewebe zusammen. Man kann am letztern fast immer 3 scharf von einander getrennte Teile unterscheiden: zu äußerst die Epidermis, zu innerst das sog. Tapetum, d. h. ebenfalls eine epidermale Schicht und dazwischen mehrere Lagen, Zwischengewebe. Bachmann (4) hat die Entwicklung der Samenschale bereits sehr gründlich behandelt, sodaß ich mich in der vorliegenden Untersuchung nur auf kurze Angaben beschränke. Die wichtigste Rolle spielt beim Entwicklungs-

vorgang das Tapetum, auf das ich im folgenden Abschnitt zu sprechen kommen werde. Das Zwischengewebe bleibt nur in wenigen Fällen einigermaßen gut erhalten *(Alectorolophus, Linaria)*, meist erfährt es eine teilweise oder vollständige Zertrümmerung. Die Epidermis erhält sich oft sehr lang; sie verdickt alsdann ihre Membranen teilweise. Totales Verschwinden des Integuments findet sich bei *Veronica hederifolia* und *Melampyrum*, bei welchen Pflanzen das Endosperm nur von einer dünnen Haut aus zusammengedrückten Zellresten umgeben ist. Holfert (36) faßt die Epidermis und eine mehrreihige obliterierende Schicht der Samenanlage als „Nährschicht" auf, die ein transitorisches Speichergewebe darstelle, dessen Inhalt während der Reifung zu sekundären Membranverdickungen anderer Gewebepartien verbraucht werde. Es geht aber kaum an, nur einem Teil des Integuments diese Funktion zuzuschreiben, da man in allen seinen Teilen Nahrungsstoffe aufgespeichert findet, allerdings in verschiedener Verteilung und Art. Meist kann man bemerken, daß an der Peripherie des Integuments die meisten und größten Stärkekörner sich vorfinden; nach innen nehmen sie immer an Zahl und Größe ab, sodaß oft in den innersten Schichten nur ganz wenige, kleine wahrgenommen werden können. Auch die Epidermis enthält vielfach nur kleine Körner in geringer Zahl. In gleicher Weise tritt stets der Gegensatz zwischen Mikropyle und Chalaza hervor, derart, daß die Körner der Mikropylregion diejenigen des Chalazaendes an Zahl und Größe bedeutend übertreffen. Mit der lokalen Abnahme der Stärke geht eine Zunahme der Eiweißsubstanz parallel und diese charakterisiert zugleich wieder die Stellen, wo die lebhaftesten Teilungen stattfinden. So sind das Tapetum und die daran stoßenden Zwischengewebsschichten, sowie manchmal auch die Epidermis immer sehr eiweißreich. Es scheint hier die Stärke vorzu zum Aufbau der jungen Zellen verbraucht zu werden. Daß das Mikropylgewebe größere Stärkekörner enthält, ist ebenfalls verständlich, wenn man bedenkt, daß die Zufuhr der Stoffe von der Chalaza her erfolgt, dort also noch keine Speicherung stattfinden kann. Diese Verhältnisse beziehen sich hauptsächlich auf die Zeit vor, während und kurz nach der Befruchtung. Später tritt eine allmähliche Entleerung der Schichten des Zwischengewebes ein, die Stärke verschwindet und wird teils zu Membranverdickungen, teils zum Aufbau des Endosperms verwendet, nicht aber bloß zu erstern; denn das Vorkommen von Haustorien zeigt deutlich, daß Stoffe zum Nährgewebe wandern. Holfert (36) sucht die Ansichten Bachmanns über die „Degeneration" der Zwischenschichten zu „widerlegen" und sie als eine „natürliche" Folge der Abnahme des Inhalts der Nährschichtzellen hinzustellen. Allein ich kann in seiner Darstellung keine „Widerlegung" erblicken. Vielmehr hat Bachmann den Vorgang einer bedeutend genauern Beobachtung unterzogen, als es Holfert tut.

7. Das Tapetum.

Die Frage nach der Rolle der oft eigentümlich gestalteten innersten Integumentschicht, des sogen. „Tapetums", hat die

entwicklungsgeschichtliche Forschung bereits seit Jahrzehnten beschäftigt, ist aber noch immer zu keiner befriedigenden Lösung gelangt. Schon Schleiden[1]) beobachtete diese Schicht, deutete sie aber als äußerste Nucellusschicht. Erst Tulasne und Hofmeister wiesen ihren morphologischen Wert richtig nach und Tulasne ist auch der erste, der sich über ihre Funktion näher ausspricht (86, S. 61): „elle joue le rôle de la secondine (integumentum internum) dans les ovules pourvues de deux enveloppes, et n'est peut-être, en effet, qu'une secondine tardive née du dédoublement du tégument primitivement simple de l'ovule". Hegelmaier (26) bezeichnet das Tapetum als „Endodermis", deren Zellen sich durch „feste Verbindung bei nur mäßiger Wandungsverdickung, dichten Plasmakörper und länger fortdauernde Wachstums- und Teilungsfähigkeit" auszeichnen und möchte die Schicht als ein Schutzmittel für das zarte Endosperm auffassen. Es sei zwar schwierig, „eine ganz bestimmte Vorstellung von der Art der schädlichen Einflüsse, welche fern zu halten sind und damit auch von der eventuellen Richtung der Schutzwirkung zu gewinnen"; eher als an die Abhaltung eines mechanischen Druckes sei an die chemischer Schädlichkeiten von seiten der verschleimenden Gewebe zu denken. Einen wesentlich andern Standpunkt vertritt Balicka-Iwanowska (5). Ihre Widerlegung der Schutzfunktion ist aber gegenüber Hegelmaier nicht stichhaltig, wenn sie sagt (S. 67): „car elles (die Tapeten) manquent justement dans le voisinage des haustoriums qui ne possèdent pas de membranes cellulaires et auraient par conséquent besoin de protection", denn Hegelmaier will ja die schützende Wirkung nur auf das Endosperm bezogen haben und hier sind die Tapeten stets zu finden. Ihre Auffassung der Rolle dieser Schicht ist folgende (S. 67): „Les tapètes possèdent probablement un ferment dans leur contenu mucilagineux et semblent exercer une fonction digestive, car elles persistent, tandisque les tissus avoisinants sont désagrégés. Elles entourent les parties en voie d'acroissement rapide, ayant par conséquent besoin d'une nutrition activée". Wenn ich Balicka-Iwanowska recht verstehe, soll sich also diese verdauende Tätigkeit auf den Embryosack, resp. das Endosperm erstrecken, was mir besonders aus dem letztzitierten Satze hervorzugehen scheint. Ähnlich äußert sich M. Goldflus (19), doch ist die Wirkungsrichtung nach ihr eine entgegengesetzte (S. 34): „En outre, il nous semble que la richesse en matières protéiques, non seulement des antipodes, mais des cellules épithéliales (Tapetum), permet de les considérer comme cellules digestives .... tous ces faits ne sauraient être interprétés autrement que comme relatifs à une fonction des cellules épithéliales et antipodes, fonction qui est évidemment celle de digérer les couches internes de l'ovule au profit du sac embryonnaire et de son contenu". Goebel (17) faßt die Bedeutung der Tapetenschicht wie folgt (S. 806/807): „Ihre Bedeutung kann bis jetzt nur aus äußern Betrachtungen erschlossen werden, die darauf hinweisen, daß sie die Aufgabe hat, gewissermaßen das zur Ernährung der wachsenden

[1]) Zitiert bei Tulasne (86).

Makrospore dienende Gewebe einzuschmelzen und in die Makrospore überzuführen, darauf deutet (außer der oben erwähnten Inhaltsbeschaffenheit) namentlich hier die lange Dauer dieser Schicht (bei *Linum* ist sie noch im reifen Samen vorhanden, bei andern bleibt sie wenigstens länger als die andern Schichten erhalten) und die Tatsache, daß dort, wo der Embryosack Haustorien bildet, an den haustorienbildenden Teilen die Tapete fehlt". Der gleichen Meinung ist auch Billings, wenn er sagt (8, S. 314): „Diese Zelllage umschließt nicht nur den Embryosack, sondern dient auch dazu, Nahrungsmaterial von den umgebenden Integumentzellen disponibel zu machen und durch ihre Zellen durchzulassen". — Sehen wir zunächst zu, welches die Argumente sind, die die einzelnen Autoren zur Begründung ihrer Ansichten anführen! Es sind überall dieselben: regelmäßige, epithelartige Anordnung der Zellen, reicher plasmatischer Inhalt, wohl ausgebildete Kerne mit relativ großen Nukleolen und lange Persistenz der Schicht. Diese Merkmale sprechen wohl für Ausübung einer verdauenden Funktion der Zellen, aber nicht bloß hiefür, sie können ebensogut der Ausdruck ganz anderer Tätigkeiten sein, wie ich sogleich ausführen werde. — Es soll zunächst die Ansicht der Goebelschen Schule, daß die Tapetenschicht Baustoffe in die Makrospore überführe, etwas näher ins Auge gefaßt werden. Bei einer Vergleichung der verschiedenen Gattungen und Arten in bezug auf die Lokalisation des Tapetums fallen sofort die großen Unterschiede auf. Wenn eine Nahrungszufuhr zum Embryosack stattfinden soll, ist zu erwarten, daß das Tapetum einen möglichst großen Teil desselben bekleide und sich namentlich da vorfinde, wo das wichtigste Organ, die Eizelle, liegt. Dies ist jedoch nicht der Fall, wir sehen im Gegenteil nur sehr selten, daß die Tapetenschicht der ganzen Länge des Embryosackes folgt (*Alectorolophus, Lathraea*). In den meisten Fällen trifft man sie nur mit seinem untern Teil, manchmal sogar nur auf eine ganz kurze Strecke, in Kontakt, ich erinnere nur an *Pedicularis palustris, Tozzia alpina* etc. Bei ersterer umgibt das Tapetum in der Zone seiner stärksten Ausbildung den Nucellusrest und reicht nur noch mit wenigen, schon nicht mehr so typisch gebauten Zellen an das hintere Ende der Makrospore. Auch die Ausbildung des Tapetums vor der Befruchtung spricht gegen eine ernährungsphysiologische Beziehung zum Embryosack. Wir sehen sofort mit Entstehung des Integuments einige wenige Zellen sich bald von den übrigen unterscheiden, ihre Zahl nimmt rasch zu, sie stehen aber lange Zeit gar nicht in direkter Berührung mit der Makrospore, sondern werden von dieser noch durch die Nucellusschicht getrennt, liegen auch oft ziemlich weiter zurück gegen die Chalaza zu. Auch von Portheim (59) macht auf diesbezügliche Erscheinungen bei den Compositae aufmerksam. Dazu kommt aber noch als wichtiges Moment das Vorhandensein einer Cuticula auf der Seite gegen den Embryosack. Schon in ganz jungen Samenanlagen, die erst auf dem Tetradenstadium angelangt waren, konnte ich eine leichte Kutinisierung nachweisen. Diese tritt aber bei der Mehrzahl der untersuchten Arten ganz deutlich zur Zeit der Befruchtung hervor und

erstreckt sich genau soweit, als das Tapetum reicht. Mit Beginn der Endospermbildung kann diese Cuticula unter Umständen eine ganz beträchtliche Dicke erhalten (*Pedicularis, Lathraea*). Es ist also kaum anzunehmen, daß alsdann Stoffe aus den Zellen des Tapetums an das Endosperm abgegeben würden, dafür spricht auch nicht die geringste Struktur in den angrenzenden Endospermzellen. Man könnte vielleicht einwenden, daß das Vorhandensein einer Cuticula kein einwandfreies Kriterium darstellt. Bekanntlich gibt es ja kutinisierte Membranen, welche für Wasser und Zuckerlösungen durchlässig sind:[1]) daß sie aber auch für andere Stoffe permeabel seien, ist damit noch nicht gesagt und zudem muß man sich dann fragen, was für einen Nutzen die Kutinisierung der Tapetenschicht haben könne, da sie ja gerade eine Hemmung ihrer vermeintlichen Funktion bedeuten würde. Ich kann daher in der besondern Gestaltung der Tapetenschicht keine ernährungsphysiologische Beziehung weder zum Embryosack, noch zum Endosperm erblicken. Wozu wäre überhaupt eine Ernährung von dieser Seite noch nötig, da doch in Form der Haustorien Einrichtungen gegeben sind, die eine reiche und rasche Zufuhr ermöglichen. Dafür, daß eine solche nur durch die Haustorien erfolge, spricht auch ganz das Verhalten der unmittelbar an diese angrenzenden Endospermzellen. — Wenden wir uns nun zu der Wirkungsweise, welche das Tapetum gegen die übrigen Integumentzellen besitzen soll. Sowohl Goebel und seine Schule, als auch M. Goldflus nehmen eine Absonderung von Fermenten an, welche eine verdauende Funktion ausüben sollen. Eine solche könnte sich meiner Meinung nach einmal auf die in den Zellen gespeicherten Kohlehydrate, die Eiweißsubstanzen und die Cellulosemembranen erstrecken (von andern Möglichkeiten abgesehen); denn man kann bei allen ein mehr oder weniger starkes Verschwinden verfolgen. Dies setzt aber zum mindesten 3 ganz verschiedene Fermente voraus, die von den gleichen Zellen erzeugt werden müßten. Wenn dies an und für sich schon höchst unwahrscheinlich erscheint, so kommt noch dazu, daß die Wirkung auch in den oft weit vom Tapetum entfernten Zellen der Mikropylregion sich fühlbar macht, also angenommen werden müßte, daß die betreffenden Fermente bis zu jener Gewebepartie hindurch diffundierten. Haben die Tapeten wirklich das Vermögen, Fermente abzusondern, so muß naturgemäß zuerst in den unmittelbar angrenzenden Zellschichten eine Abnahme des Inhalts mit darauffolgender Degeneration eintreten. Dies ist aber sehr oft nicht der Fall; vielmehr kann man bemerken, daß die angrenzenden Zellen sich oft fast ebenso lange lebenskräftig erhalten und ganz ähnliches Aussehen zeigen, wie die Tapetenzellen selber. Erst nach außen gehen sie allmählich in großlumigere, leere Zellen über (*Pedicularis, Linaria*). Allerdings findet man eine Abnahme des Stärkegehaltes, dafür aber eine Zunahme der Eiweißstoffe; es hängt dies mit der stärkern Teilungsfähigkeit dieser Zellen zusammen. Man könnte etwa einwenden,

[1]) S. Haberlandt (24), Jost (42), Koorders (43).

daß auch diese nächstliegenden Schichten des Integuments noch die Fähigkeit der Fermentbildung hätten; allein dann müßte eine solche auch der Epidermis zugeschrieben werden, denn diese kann sich ebenfalls lange erhalten und ähnliches Verhalten aufweisen, wie die Tapetenzellen: ich erinnere nur an *Alectorolophus, Tozzia* etc. Zudem wäre es höchst sonderbar, daß das Tapetum diese besondere Fähigkeit erst nach der Befruchtung erlangen sollte. Wir können doch schon von den ersten Stadien an, wenn das Integument sich über dem Nucellus geschlossen hat, eine deutliche Differenzierung der Zellen erblicken und diese bieten auf dem Stadium der Befruchtung ein Aussehen, das auf den Höhepunkt einer solchen Tätigkeit schließen ließe. In Tat und Wahrheit ist aber das ganze Gewebe zu dieser Zeit noch völlig intakt und mit Reservestoffen dicht erfüllt. — Ich möchte noch einen Grund allgemeinerer Natur anführen. Bekanntlich kann Stärke in den verschiedensten Pflanzenteilen gespeichert und wieder aufgelöst werden, z. B. in der Fruchtwand, den Scheidewänden, der Placenta etc.; ebenso können auch anderswo Gewebeteile resorbiert werden, ich erinnere z. B. an das Schwinden der obern Hälfte der Fruchtknotenscheidewand von *Tozzia*, das genau gleiche Bilder gibt, wie die Degeneration des Zwischengewebes jener Samen. Muß nun in diesen Fällen auch immer eine besondere Zellschicht angenommen werden, welche die Aufgabe hat, diese Gewebeteile einzuschmelzen? Ich glaube kaum. All dies scheinen mir daher gewichtige Gründe, die Annahme einer solchen verdauenden Funktion des Tapetums abzulehnen.

Die besondere Ausbildung der Tapetenschicht erklärt sich aus einer genauen Verfolgung ihrer ganzen Entwicklung und derjenigen des übrigen Integumentgewebes. Ich habe bereits mehrfach erwähnt, daß das Tapetum schon früh erkannt werden kann und anfangs aus wenigen Zellen besteht. Dann bemerkt man mit dem Wachstum des Embryosackes und der Samenanlage überhaupt eine stete Zunahme seiner Zellenzahl bis zur Befruchtung. Zugleich tritt aber auch eine Formveränderung auf, die anfangs ziemlich regelmäßig kubischen Zellen verlängern sich mehr und mehr quer zur Längsachse der Samenanlage, werden aber dafür sehr schmal tafelförmig (vgl. *Pedicularis*). Sobald aber die Endospermbildung einsetzt, erlangen sie wieder eine etwas breitere und weniger in die Quere gestreckte Form, teilen sich noch mehr oder weniger lange Zeit und können in gewissen Fällen stark aufgebläht werden, indem große Vakuolen im Innern auftreten. (*Verbascum, Scrophularia.*) Aber nicht alle Zellen des Tapetums setzen nach der Befruchtung ihre Teilung fort, nur die unmittelbar an das eigentliche Endosperm grenzenden; diejenigen, welche etwa noch einen Teil der Haustorien bekleiden, teilen sich meist nur noch wenig oder gar nicht und nehmen den Charakter von gewöhnlichen Integumentzellen an. Wenn auch benachbarte Zellreihen ähnliche Ausbildung zeigen, so kann man auch in diesen stets lebhafte Teilungen beobachten: doch immer erstrecken sich diese gleichgebauten Schichten nur auf die durch das Vorkommen des Tapetums und des Endosperms bestimmte Region.

Sehr deutlich tritt dies z. B. bei *Alectorolophus*, *Melampyrum*, *Pedicularis verticillata* (Fig. 41 d) hervor. Die Zellen der Chalaza und Mikropyle, sowie die meisten Zellen des Zwischengewebes, mit Ausnahme der erwähnten Schichten, zeigen hingegen beim weitern Wachstum der Samenanlage und teilweise auch schon vor der Befruchtung nur wenige oder gar keine Zellteilungen mehr. Sie folgen zunächst der Zellvermehrung durch einfache Streckung und werden in vielen Fällen schließlich aus dem Zellverbande gelöst und degenerieren. Ich betrachte daher, gestützt auf die Beobachtungen über das Wachstum der Samenanlage, das Tapetum als ein embryonales Gewebe. Die Samenanlagen der *Scrophulariaceae* wachsen in der Zone, welche durch das Tapetum gekennzeichnet ist, sie haben ein ausgeprägtes intercalares Wachstum. Aus dieser Auffassung ihrer Funktion ergibt sich auch mit Leichtigkeit die besondere Gestalt dieser Zellen. Haberlandt (24) beschreibt die Struktur der Meristemzellen folgendermaßen (S. 69): „Die Plasmakörper der Meristemzellen kennzeichnen sich vor allem durch ihre massige Ausbildung und füllen die Zelllumina meist vollständig aus. Größere Vakuolen und Zellsafträume sind in der Regel nicht vorhanden. Alle grobkörnigen Einschlüsse und Einlagerungen, wie größere Stärkekörner (man vergleiche hiermit die oben gegebene Verteilung der Stärke!), Öltropfen usw. fehlen vollständig; Stoffspeicherung findet in den Bildungsgeweben, deren Stoffwechsel ein sehr lebhafter ist, nicht statt. Von relativ besonderer Größe sind die Zellkerne der Meristemzellen . . . .“ Alle diese Eigenschaften treffen für die Tapetenzellen vollständig zu; es braucht also nicht nach einer andern, hypothetischen Erklärung ihres Aussehens gesucht zu werden. Daß die Gestalt der Tapetenzellen zur Zeit der Befruchtung besonders auffällig ist, erklärt sich durch die sich gleichsam anhäufenden Teilungen, die eine Zeit lang von keinem Wachstum des Embryosackes gefolgt werden, so daß eine Art „Spannung“ entsteht. Die Zellen vermögen dabei nicht in der Längsrichtung sich zu dehnen, nehmen aber eine in die Quere gestreckte Form an. Sobald aber die Endospermbildung einsetzt, erfährt diese „Spannung“ eine Auslösung. Bei *Alectorolophus* kann deutlich konstatiert werden, daß die Epidermis sich in der Wachstumszone genau gleich verhält, d. h. daß sich hier vor der Befruchtung ebenfalls eine ganze Anzahl tafelförmiger Zellen ansammeln, die von den gegen die Mikropyle und Chalaza zu gelegenen deutlich verschieden sind (Fig. 28). Es darf nicht verwundern, daß zwischen diesen Teilungszellen und den übrigen Integumentzellen — und wie mir schien, auch etwa Endospermzellen *(Pedicularis palustris)* — beim Wachstum etwa Verschiebungen vorkommen, da ja solche allgemein verbreitet sind.[1]) Es ist auch gar nicht ausgeschlossen, daß dem Tapetum neben dieser Funktion als embryonales Gewebe noch eine schützende zukomme, wie sie Hegelmaier erwähnt. Sie wird sogar zur Gewißheit, wenn man seine Verteilung über den ganzen Endospermkörper, um den es einen dicht geschlossenen Mantel bildet,

[1]) S. Haberlandt (24).

und die Absonderung einer oft sehr beträchtlichen Cuticula ins Auge faßt.

Die Frage, ob die Resultate der entwicklungsgeschichtlichen Forschung auch in der Systematik ihre Verwendung finden könnten, ist schon oft erörtert worden. Billings (8) möchte ihnen z. B. nur bedingten Wert zusprechen: er sagt, diese Anwendung sei nur dann berechtigt, „wenn sie im Zusammenhang mit den gewöhnlichen systematischen Charakteren genommen wird, in zweifelhaften Fällen wohl auch als Bestimmungsmittel in Betracht kommt". Doch machen er und auch Balicka-Iwanowska (5) bereits davon Gebrauch, indem sie auf Grund der Haustorienbefunde und anderer entwicklungsgeschichtlicher Tatsachen die nahe Verwandtschaft gewisser Familien, die auch schon auf anderem Wege festgestellt wurde, bestätigen. Tatsache ist, daß es sich bei der Samenentwicklung vielfach um konstantere Merkmale handelt, als sie z. B. die Blütengestaltung darbietet. Ich möchte daher gerade innerhalb solcher Familien, wie die *Scrophulariaceae*, wo die mannigfaltigsten, sicher erst sekundär erworbenen Blütenformen vorkommen, jene konstanteren Merkmale der Entwicklungsgeschichte für die Aufstellung verwandtschaftlicher Verhältnisse verwendet wissen. Als solche brauchbare Charaktere betrachte ich die Ausbildung der Haustorien und die damit Hand in Hand gehende Entwicklung des Endosperms. Es sind dies Merkmale, welche nicht nur innerhalb der *Scrophulariaceae* in ihrer eigentümlichen Form wiederkehren, sondern auch bei *Plantaginaceae, Utriculariaceae* und andern Familien angetroffen werden können, die der herrschenden Auffassung nach größtenteils von Unterfamilien der *Scrophulariaceae* abzuleiten sind. Für ihre Verwendbarkeit spricht auch die Tatsache, daß sie nicht nur innerhalb der Gattungen mit größter Konstanz auftreten, sondern auch in Gattungen, deren nahe Verwandtschaft nicht bestritten werden kann, in ganz ähnlicher Ausbildung sich finden. Bei den *Scrophulariaceae* scheinen mir diese Merkmale eine nicht unwichtige Rolle zu spielen in der Klarlegung der natürlichen Verwandtschaft, da ja die übrigen systematischen Charaktere, wie von Wettstein (91) betont, hier vielfach im Stiche lassen. Ich möchte keineswegs eine bestimmte systematische Anordnung der Gattungen geben, eine solche kann erst unternommen werden, wenn eine vollständige entwicklungsgeschichtliche Behandlung vorliegt; doch will ich immerhin auf jene Punkte hinweisen, die sich mir aus den gewonnenen Resultaten zu ergeben scheinen. Als ursprünglichen Typus betrachte ich die Ausbildung von vierzelligen Haustorien, wie sie die Gattungen *Verbascum, Scrophularia* und *Digitalis* aufweisen. Daß *Verbascum* und *Scrophularia* nahe verwandt sind und daher eine andere gegenseitige Stellung beanspruchen dürfen, als sie im gegenwärtigen System gegeben wird, geht nicht nur aus der Endosperm- und Haustorienentwicklung, sondern auch aus dem Verhalten der Tapetenschicht hervor. *Digitalis* wird von von Wettstein in die Unterfamilie der *Rhinanthoideae* gestellt, eine

Stellung, die angesichts der entwicklungsgeschichtlichen und auch anderer, z. B. biologischer Befunde (Parasitismus) schwere Bedenken hervorruft: denn die Gattung hat in dieser Hinsicht keinerlei gemeinschaftliche Merkmale mit den übrigen Vertretern der Unterfamilie, weist vielmehr auf einen ursprünglichern Zustand hin. *Linaria* und *Antirrhinum*, die von von Wettstein derselben Tribus zugeteilt werden, zeigen auch entwicklungsgeschichtlich ganz übereinstimmende Merkmale. Innerhalb der *Rhinanthoideae* tritt als allen gemeinsam die Entwicklung des Endosperms aus einer „Mutterzelle" hervor; bezüglich der besondern Ausbildung der Haustorien können deutliche Reihen aufgestellt werden. Eine solche Reihe würden einmal bilden *Euphrasia, Pedicularis, Bartsia, Tozzia,* welche alle durch ein gleichgeformtes laterales Haustorium ausgezeichnet sind. Auch *Veronica* und *Lathraea* weisen hinichtlich ihrer Haustorienbildung und auch der Gestalt des Embryosackes (Antipoden!) große Ähnlichkeit auf, so daß man versucht wäre, für beide eine, allerdings weit zurückliegende Stammform anzunehmen. Es mag zwar gewagt erscheinen, diese beiden Gattungen in Zusammenhang bringen zu wollen, allein dem gegenüber darf wohl gesagt werden, daß die Stellung von *Lathraea* noch ganz unklar ist; erst soviel ist sicher, daß dank den Untersuchungen Heinrichers (28) — und seine Angaben finden auch entwicklungsgeschichtlich ihre vollkommene Bestätigung — diese Pflanze den ihr zukommenden Platz bei den *Scrophulariaceae* gefunden hat. Schinz und Keller (68) stellen sie, entgegen der Annahme Heinrichers, der größere Verwandtschaft zu *Tozzia* behauptet, neben *Pedicularis.* Welche Stellung die natürlichere sei, kann bis jetzt nicht entschieden werden. Kaum wahrscheinlich erscheint mir, daß *Melampyrum* und *Tozzia* zusammen gehörten, wenn man ihre Endosperm- und Haustorienentwicklung verfolgt, die stark verschieden ist. Ich möchte noch auf die von vielen Autoren vorgenommene Abtrennung von *Euphrasia odontitis* von den übrigen *Euphrasia*-Arten zur besonderen Gattung *Odontites* aufmerksam machen, da eine solche auch in der Entwicklungsgeschichte ihre Begründung findet; *Euphrasia odontitis* unterscheidet sich durch die schwache Ausbildung des lateralen Haustoriums von *Euphrasia Rostkoviana* und wohl auch von den andern Arten. — Mit diesen kurzen Bemerkungen begnüge ich mich, da ich es kompetenteren Autoren überlassen muß, die verwandtschaftlichen Verhältnisse sicher zu stellen. Meine Angaben weichen von den in neuerer Zeit durch Heinricher (28—31) gegebenen vielfach ab, doch scheinen mir diese Merkmale jedenfalls ebenso berechtigt, als jene Heinrichers, der sich großenteils auf biologische Momente stützt, Momente, die leicht sekundären Veränderungen zugänglich sind und, wie auch anderwärts betont, für die Systematik geringern Wert aufweisen.

Es sei mir vergönnt, auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. A. Ernst, unter dessen Leitung vorliegende Arbeit ausgeführt wurde, für das Interesse, das er derselben stets entgegenbrachte, und die trefflichen Ratschläge meinen wärmsten Dank auszusprechen.

Zürich, im Juli 1905.

Literaturverzeichnis.

1. Areschoug, F. W. C.: „Det fanerogama embryots nutrition." (Lunds Univ. Årsskrift. Tom XXX. 1894.)
2. Arnoldi, W.: „Beiträge zur Morphologie der Gymnospermen." (Flora 1900.)
3. Artopoeus, A.: „Über die Entwicklung der Samen bei den Ericaceen." (Flora 1903.)
4. Bachmann, E. Th.: „Darstellung der Entwicklungsgeschichte und des Baues der Samenschale der Scrophulariaceen." (Nova acta Leop. Vol. 43. 1882.)
5. Balicka-Iwanowska, G.: „Contribution à l'étude du sac embryonnaire chez certains Gamopétales." (Flora Bd. 86. 1899.)
6. Bernard, M. Ch.: „Sur l'embryogénie de quelques plantes parasites." (Extrait du journal de Bot. T. XVII. 1903.)
7. Benson, M.: „Contributions to the embryology of the Amentiferae." (The Transactions of the Linnean Society of London. Ser. 2. Vol. III. Part. X. 1894.)
8. Billings, F. H.: „Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung." (Flora Bd. 88. 1901.)
9. Buscalioni, L.: „Contribuzione allo studio della membrana cellulare." Parte III. Genova 1893.
10. Campbell, D. H.: „Studies on the Araceae." (Ann. of Botany. Vol. XIV. 1900.)
11. Chatin: „Etudes sur le développement de l'ovule et de la graine." (Ann. d. sc. nat. Sér. 5. T. XIX. 1874.)
12. Chodat: „Le noyau cellulaire dans quelques cas de parasitisme ou de symbiose intracell." (Congrès de Bot. Paris. Extr. du Compte-rendu.)
13. Cook, M. Th.: „Developpement of the embryo-sac and embryo of Castalia odorata and Nymphaea advena." (Bull. of the Torrey bot. Club. XXIX. 1902.)
14. Coulter, J. M. und Chamberlain, Ch. J.: „Morphology of Angiosperms." New York 1903.
15. Deeke, M. Th.: „Zur Entwicklungsgeschichte des Embryo der Pedicularis silvatica." (Bot. Zeitung. XIII. 1855.)
16. Ernst, A.: „Chromosomenreduktion, Entwicklung des Embryosackes und Befruchtung bei Paris quadrif. u. Trillium grandifl." (Flora. 1902.)
17. Goebel, K.: „Organographie der Pflanzen." Teil II. Jena 1898.
18. —: „Bemerkungen zu der vorstehenden Mitteilung (Moebius: Parasitismus und sexuelle Reproduktion im Pflanzenreich)." (Biolog. Centralbl. XX. 1900.)
19. Goldflus, M.: „Sur la structure et les fonctions de l'assise épithél. et des antipodes chez les Composées." (Extr. du journ. de Bot. XII. XIII. 1898—1899.)
20. Guignard: „Recherches sur le sac embryonn. des phanérogames angiosp." (Ann. d. sc. nat. Sér. 6. T. XIII. 1882.)
21. —: „Observations sur les Santalacées." (Ann. sc. nat. Sér. 7. T. II. 1885.)
22. —: „Recherches sur le développement de la graine." (Journal de Bot. 1893.)

23. Haberlandt, G.: „Über die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen." Jena 1887.
24. —: „Physiolog. Pflanzenanatomie." 3. Aufl., 1904.
25. Hegelmaier, Fr.: „Untersuchungen über die Morphologie des Dikotylenendosperms." (Nova acta Leop. Car. Bd. 49. 1887.)
26. —: „Über den Keimsack einiger Compositen und dessen Umhüllung." (Bot. Zeitung. 1889.)
27. —: „Über partielle Abschnürung und Obliteration des Keimsacks." (Ber. d. d. bot. Gesellsch. Bd. IX. 1891.)
28. Heinricher, E.: „Biologische Studien an der Gattung Lathraea." (Ber. d. d. bot. Gesellsch. 1893.)
29. —: „Die Keimung von Lathraea." (Ber. d. d. bot. Gesellsch. Bd. XII. 1894.)
30. —: „Die grünen Halbschmarotzer I." (Pringsh. Jahrb. 1898.)
31. —: „Die grünen Halbschmarotzer III." (Pringsh. Jahrb. Bd. 36. 1901.)
32. Hertwig, R.: „Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma." München 1903.
33. Hofmeister, W.: „Zur Entwicklungsgeschichte des Embryos der Personaten." (Flora. 1851.)
34. —: „Neuere Beobachtungen über die Embryobildung der Phanerogamen." (Pringsh. Jahrb. Bd. 1. 1858.)
35. —: „Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen." 1859.
36. Holfert, J.: „Die Nährschicht der Samenschalen." (Flora. 1890.)
37. Holferty, G. M.: „Ovule and Embryo of Potamogeton natans." (Bot. Gazette. Vol. XXXI. 1901 (Refer. Bot. Centralbl. 1902).
38. Huss, H.: „Beiträge zur Morphologie u. Physiologie der Antipoden." Arbeit aus d. Laborat. f. allgem. Bot. und Pflanzenphys. d. Univers. Zürich. Im Erscheinen begriffen. 1905.
39. Janse: „Bewegung des Protoplasmas von Caulerpa prolifera." (Pringsh. Jahrb. Bd. 21. 1890.)
40. Ikeda, F.: „Studies in the physiol. funct. of Antipodals and related phenomena of fertilization in Liliaceae." 1. Tricyrtis hirta. (Bullet. of the College of Agricult. Tokyo Imper. Univers. Vol. V. 1902.)
41. Johnson, D. S.: „On the Developpement of Saururus cernus L." (Bull. Torrey bot. Club. 1900.)
42. Jost, L.: „Vorlesungen über Pflanzenphysiologie." Jena 1904.
43. Koorders, S. H.: „Über die Blütenknospenhydathoden einiger tropischer Pflanzen." (Ann. du jardin bot. de Buitenzorg. Vol. XIV. 1897.)
44. Korschelt, E.: „Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns." (Zoolog. Jahrb. Abt. f. Anatomie u. Ontogenie. Bd. IV. 1891.)
45. Küster, E.: „Pathologische Pflanzenanatomie." Jena 1903.
46. Lang, F. H.: „Untersuchungen über Morphologie, Anatomie und Samenentwicklung von Polypompholyx und Byblis gigantea." (Flora. Bd. 88. 1901.)
47. Leidicke, J. W.: „Beiträge zur Embryologie von Tropaeolum majus. L." Dissertation Breslau 1903 (Refer. Bot. Centralbl. 1904).
48. Lloyd, F. E.: The comparative Embryologie of the Rubiaceae." II. Part. (Memoirs of the Torrey Bot. Club. Vol. VIII. 1902.)
49. Lötscher, P. K.: „Über den Bau und die Funktion der Antipoden in der Angiospermensamenanlage." (Flora 1905. Heft 2.)
50. Longo, B.: „Ricerche sulle Cucurbitaceae ed il significato del percorso intercellulare (endotropico) del tubetto pollinico." Atti dei Lincei Mem. Cl. Sc. fis mat. e nat. Ser. V. Vol. IV. Roma 1903 (Referate Bot. Centralbl. 1903 und 1904).
51. Magnus, W.: „Studien an der endotrophen Mycorrhizza von Neottia nidus avis L." (Pringsh. Jahrb. Bd. 35. 1900.)
52. Meier, H.: Zur Entwicklungsgesch. von Viscum album. Arbeit aus d. Labor. f. allgem. Bot. u. Pflanzenphys. d. Univ. Zürich. Noch unveröffentlicht.
53. Merell, W. D.: „A contribution to the life-history of Silphium." (Refer. Bot. Zeitung. 1900.)

54. Merz: „Untersuchungen über die Samenentwicklung der Utricularieen.“ (Flora Bd. 84. Ergänzungsband zum Jahrgang 1897.)
55. Möbius, M.: „Parasitismus und sexuelle Reproduktion im Pflanzenreiche.“ (Biolog. Centralbl. XX. 1900.)
56. —: „Nachträgliche Bemerkungen über Parasitismus und sexuelle Reproduktion im Pflanzenreiche.“ (Biol. Centralbl. XX. 1900.)
57. Mottier: „Über das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosackes und den Vorgang bei der Befruchtung.“ (Pringsh. Jahrb. 1898.)
58. Oppermann, M.: „A contribution to the life history of Aster.“ (Bot. Gazette XXXVII. No. 5. 1904.)
59. Portheim, L. von: „Beiträge zur Entwicklungsgeschichte d. Achaene und des Embryos der Compositen. I. Senecio vulgaris. L.“ (Sitzungsber. d. deutsch. nat.-med. Vereins für Böhmen „Lotos“ in Prag. 1901.)
60. Rosenberg, O.: „Physiol.-cytolog. Untersuchungen über Drosera rotundifolia L.“ Upsala 1899.
61. Rothert, W.: „Über Sklerotien in den Früchten von Melampyrum pratense.“ (Flora. 1900.)
62. Schacht: „Entwicklungsgeschichte des Pflanzenembryo.“ Amsterdam 1850.
63. —: „Über den Ursprung des Pflanzenembryo.“ (Flora. 1855.)
64. —: „Beiträge zur Anatomie.“ 1859.
65. —: „Über die Zellstofffäden in der vordern Aussackung des Embryosackes von Pedicularis silvatica.“ (Pringsh. Jahrb. 1863.)
66. Schaffner, J. H.: „Contributions to the life-history of Sagittaria variabilis.“ (Bot. Gazette XXIII. 1897.)
67. —: „The embryosac of Alisma plantago.“ (Bot. Gazette XXI. 1896.)
68. Schinz, H. und Keller, R.: „Flora der Schweiz.“ Zürich, 2. Aufl. 1905.
69. Schlotterbeck, J. O.: „Beiträge zur Entwicklungsgeschichte pharmakogn. wichtiger Samen.“ Dissertation. Bern 1896.
70. Schniewind-Thies: „Beiträge zur Kenntnis der Septalnektarien.“ Jena 1897.
71. Shibata, K.: „Die Doppelbefruchtung bei Monotropa uniflora L.“ (Flora. 1902.)
72. —: „Experiment. Studien über die Entwicklung des Endosperms bei Monotropa.“ Vorl. Mitteilung. (Biol. Centralbl. 1902.)
73. Smith, J. S.: „The nutrition of the egg in Zamia.“ (Bot. Gazette. Vol. XXXVII. 1904. No. 5.)
74. Strasburger, Ed.: „Befruchtung und Zellteilung.“ Jena 1878.
75. —: „Angiospermen und Gymnospermen.“
76. —: „Neuere Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen.“ 1884.
77. —: „Einige Bemerkungen zur Frage nach der doppelten Befruchtung bei den Angiospermen.“ (Bot. Zeitung. 1900.)
78. Tischler, G.: „Über die Verwandlung der Plasmastränge in Cellulose im Embryosack bei Pedicularis.“ (Berichte d. Königsberger physikal.-oekon. Ges. 1899.)
79. —: „Untersuchungen über die Entwicklung des Endosperms und der Samenschale von Corydalis cava.“ (Verhandl. d. naturhistor.-medic. Vereins zu Heidelberg. N. F. Bd. VI. 1900. Heft 4.
80. —: „Die Bildung der Cellulose.“ Eine theoret. Studie. (Biolog. Centralblatt XXI. 1901.)
81. —: „Über Heterodera-gallen an den Wurzeln von Circaea lutetiana L.“ (Ber. d. d. bot. Gesellsch. Bd. XIX. 1901.)
82. Treub, M.: „Observations sur les Loranthacées.“ (Ann. d. sc. nat. Sér. 6. T. XIII. 1882.)
83. —: „Notes sur l'embryon, le sac embryonnaire et l'ovule.“ (Ann. du jardin bot. de Buitenzorg. Vol. III. 1883.)
84. —: „L'organe femelle et l'apogamie du Balanophora elongata Bl.“ (Ann. du jard. bot. de Buitenzorg. Vol XV.)
85. —: „L'organe femelle et l'embryogénèse dans le Ficus hirta Vahl.“ (Extrait des Ann. du jard. bot. de Buitenzorg. Sér. 2. Vol. III. 1902.)

86. Tulasne: „Études d'embryogénie végétale." (Ann. d. sc. nat. Sér. 3e. T. XII. 1849.)
87. —: „Nouvelles études d'embryogénie végétale." (Ann. d. sc. nat. Sér. 4e. T. IV. 1855.)
88. Vesque: „Développement du sac embryonnaire." (Ann. sc. nat. Sér. 6e. T. VI et VIII. 1879.)
89. Warming: „De l'ovule." (Ann. d. sc. nat. Sér 6e. Vol. V. 1878.)
90. Westermaier, M.: „Zur Embryologie der Phanerogamen, insbesondere über die sogen. Antipoden." (Nova acta Leopold. Bd. 57. 1890.)
91. Wettstein, R. von: Die Scrophulariaceae in „Engler-Prantl's Natürl. Pflanzenfamilien."
92. Winkler, Hs.: „Über Parthenogenesis bei Wikstroemia indica (L.) C. A. Mey." (Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch. 1904. Heft 10.)
93. York, H.: „The embryosac and embryo of Nelumbo." The Ohio Naturalist. Vol. IV, No. 8. 1904.

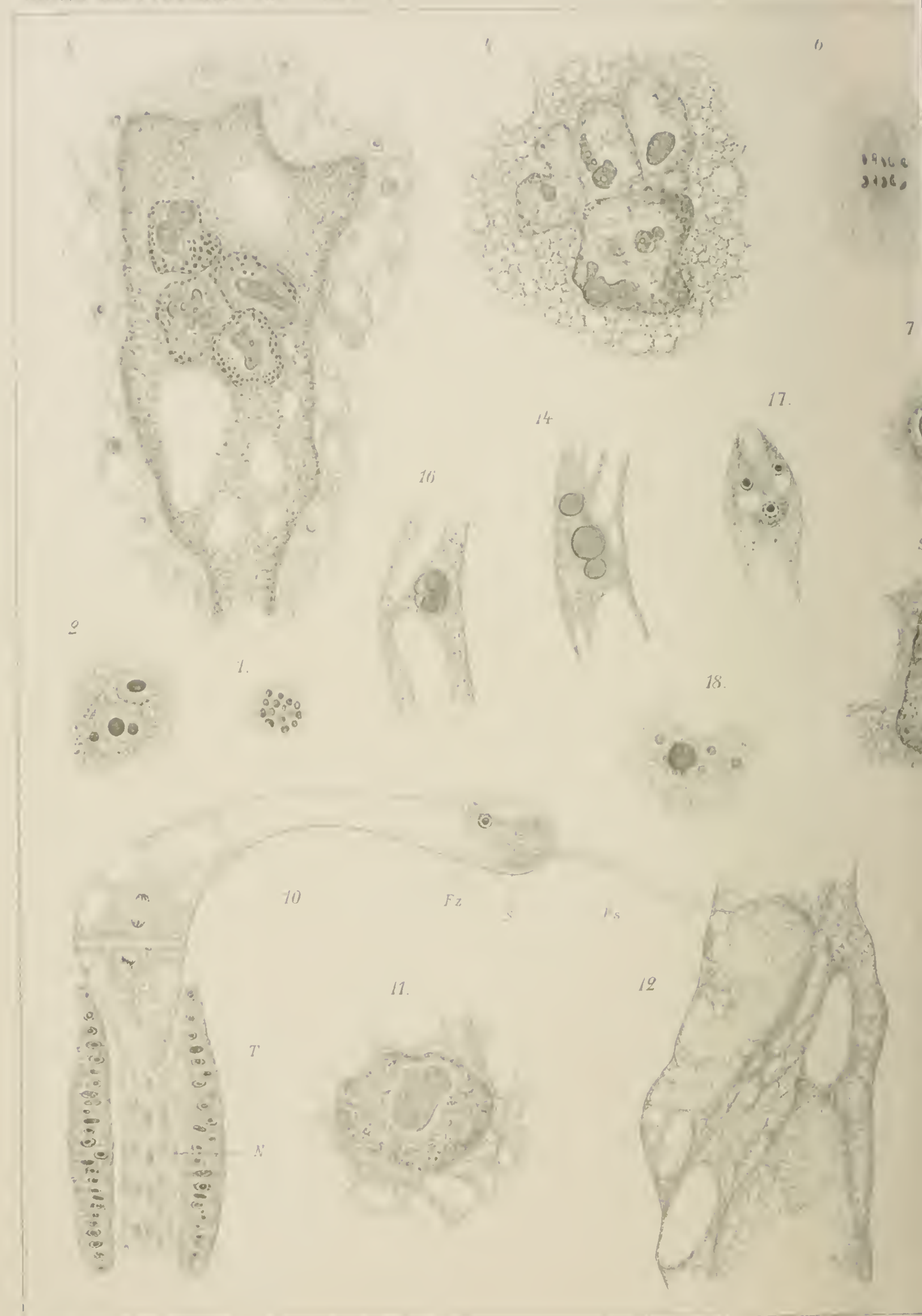
Zeichenerklärung.

A = Antipoden. Az = Archesporzelle. Ch = Chalazahaustorium. E = Embryo. En = Endosperm. Ez = Eizelle. pE = primärer Endospermkern. Ep = Epidermis. lH = laterales Haustorium. Hz = Haustorialzellen. I = Integument. L = Leitungsstrang. Mh = Mikropylhaustorium. N = Nucellus. Pk = Polkerne. Ps = Pollenschlauch. S = Synergiden. Spk = Spermakern. T = Tapetum. Tz = Tetradenzellen.

Erklärung der Tafeln.

Taf. I/II.

Fig. 1. *Verbascum montanum.* Chromosomen des Archesporzellkerns. Vergr. 1200.
Fig. 2. *Veronica chamaedris.* Ausstoßen von Nucleolarsubstanz bei der ersten Teilung des Endosperms. Vergr. 520.
Fig. 3. *Veronica chamaedris.* Mikropylhaustorium mit hypertr. Kernen. Vergr. 520.
Fig. 4. *Veronica chamaedris.* Stark hypertr. Kerne des Mikropylhaustoriums. Vergr. 520.
Fig. 5. *Veronica hederifolia.* Partie des Mikropylhaustoriums mit Cellulosebalken. Vergr. 400.
Fig. 6. *Digitalis purpurea.* Erste Teilung der Archesporzelle. Vergr. 1200.
Fig. 7. *Digitalis purpurea* Endospermbefruchtung. Vergr. 1200.
Fig. 8. *Digitalis purpurea.* Mikropylhaustorium. Vergr. 400.
Fig. 9. *Alectorolophus hirsutus.* Hypertr. Haustoriumkern. Vergr. 520.
Fig. 10. *Pedicularis palustris.* Embryosack mit zweiter Teilung des Endosperms. Vergr. 400.
Fig. 11. *Pedicularis palustris.* Hypertrophierter Kern des lateral. Haustoriums. Vergr. 400.
Fig. 12. *Pedicularis palustris.* Partie des lateral. Haustoriums mit Beginn der Cellulosebalkenbildung. Vergr. 400.
Fig. 13. *Pedicularis verticillata.* Partie des lateral. Haustoriums mit hypertr. Kern. Vergr. 400.
Fig. 14. *Pedicularis recutita.* Ausstoßen von Nucleolarsubstanz bei der ersten Teilung des Endosperms. Vergr. 400.
Fig. 15. *Pedicularis recutita.* Samenanlage mit Tetradenzellen. Vergr. 400.



E. ... del.

Verlag von C


5
8
20.
21.
T
En
pE
9.
22.
23
pE
Spk
Spk
Pk
19.
N
Tz
15.

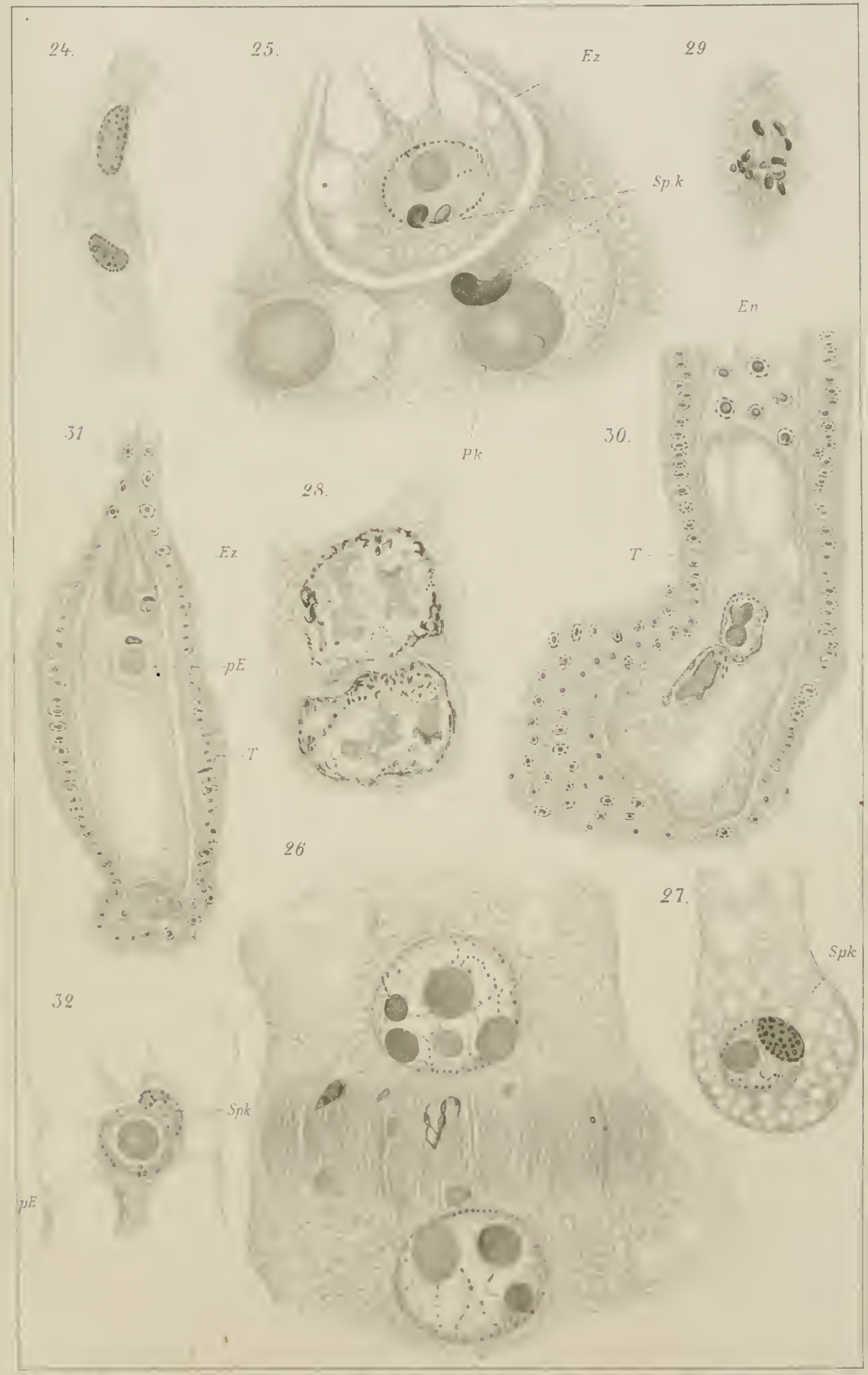

24.
25.
Ez
29
Sp.k
En
31
Pk
30.
28.
Ez
T
pE
T
26
27.
Spk
32
Spk
pE

Fig. 16. *Pedicularis tuberosa.* Polkernverschmelzung. Vergr. 400.
Fig. 17. *Pedicularis tuberosa.* Eiapparat. Vergr. 400.
Fig. 18. *Pedicularis tuberosa.* Ausstoßen von Nucleolarsubstanz bei der ersten Teilung des Endosperms. Vergr. 400.
Fig. 19. *Pedicularis tuberosa.* Hypertr. Kern des lateral. Haustor. Vergr. 400.
Fig. 20. *Pedicularis foliosa.* Eiapparat. Vergr. 400.
Fig. 21. *Pedicularis foliosa.* Verschmelzung von 3 Polkernen. Vergr. 400.
Fig. 22. *Pedicularis foliosa.* Befruchtung der 2 Polkerne. Vergr. 400.
Fig. 23. *Pedicularis foliosa.* Befruchtung des primären Endospermkerns. Vergr. 400.

Tafel III.

Fig. 24. *Melampyrum silvaticum.* Pollenschlauch mit 2 Kernen. Vergr. 1200.
Fig. 25. *Melampyrum silvaticum.* Doppelbefruchtung. Vergr. 1200.
Fig. 26. *Melampyrum silvaticum.* Spindelfigur der ersten Endospermteilung. Vergr. 1200.
Fig. 27. *Melampyrum pratense.* Befruchtung des Eikerns. Vergr. 1200.
Fig. 28. *Melampyrum pratense.* Hypertroph. Kerne des Chalazahaustoriums. Vergr. 400.
Fig. 29. *Tozzia alpina.* Erste Teilung der Archesporzelle. Vergr. 1200.
Fig. 30. *Tozzia alpina.* Chalazahaustorium. Vergr. 400.
Fig. 31. *Lathraea squamaria.* Embryosack mit Doppelbefruchtung. Vergr. 400.
Fig. 32. *Linaria vulgaris.* Befruchtung des primären Endospermkerns. Vergr. 1200.

Der Fadenapparat in den Synergiden der Angiospermen.

Von

Alfred Habermann
Hoheneggelsen bei Hildesheim.

Mit Tafel XIII.

Im Jahre 1856 veröffentlichte Schacht eine Arbeit[1]) über den „Vorgang der Befruchtung bei *Gladiolus segetum*". Er beschreibt darin die Synergiden, nach seiner Benennung: die Keimkörperchen, als zwei keilförmige Gebilde, die mit ihrer Spitze frei über die Membran des Embryosackes hervorragen. „Der obere Teil der Keimkörperchen erscheint scharf umgrenzt, mit einer zarten Längsstreifung versehen und bricht das Licht im hohen Grade. Mit einer Nadel zerrissen zeigt sich der obere gestreifte Teil aus einer Menge zarter Fäden zusammengesetzt". Spricht Schacht diesen Fäden schon jetzt eine wesentliche Bedeutung für den Befruchtungsakt zu, — er nennt sie deshalb vorläufig Befruchtungsfäden, — so wird er in dieser Ansicht durch die Beobachtungen, die er in den nächsten Jahren an *Crocus, Watsonia, Phormium, Yucca, Zea Maïs, Sechium* und *Torenia* macht, noch bestärkt. Jenem Bündel von Fäden, das er mit Hilfe einer Nadel hat isolieren können, gibt er den Namen: Fadenapparat.[2]) Mit Chlorzinkjodlösung färbte sich der Fadenapparat blau. Schacht folgert, daß der Fadenapparat aus einer Zellstoffabscheidung im oberen Teile der Keimkörperchen besteht.

Hofmeister bestreitet in seinen „Neuen Beiträgen zur Erkenntnis der Embryobildung der Phanerogamen"[3]) aufs entschiedenste das Vorhandensein eines Fadenapparates, wie ihn Schacht für die Keimkörperchen der oben genannten Pflanzen beschreibt. Zwar hat Hofmeister bei *Ixia* auch in den oberen Teilen der „Keimbläschen"-Verlängerungen glashelle Fäden wahrgenommen, die von der Längsachse in die Mikropyle aufwärts und auswärts strahlen. Aber bei keiner anderen Pflanze hat er eine ähnliche Anordnung des Inhaltes der „Keimbläschen" gesehen. Hofmeister nimmt an, daß Schacht diese Anordnung des Inhaltes bei *Watsonia* bemerkt und

---

[1]) Schacht: Vorgang der Befruchtung bei *Gladiolus segetum*. (Auszug aus dem Monatsberichte der Königl. Akademie der Wissenschaften zu Berlin. 1856.)

[2]) Schacht: Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse. Teil II. 1859. S. 385.

[3]) Hofmeister: Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der *Phanerogamen*. II. *Monocotyledonen*. S. 680/81.

später dann zwei wesentlich ganz verschiedene Dinge vermengt hat, wenn er jene Anordnung mit dem Gebilde zusammenstellte, das er bei *Gladiolus*, *Crocus* und anderen Pflanzen mit dem Namen „Fadenapparat" belegte. Als Längsstreifung der „Keimkörperchen", behauptet Hofmeister, habe Schacht das angesehen, was in Wirklichkeit Verdickungen der Embryosackmembran seien. Hofmeister will diese Verdickungen bei *Sorghum*, *Crocus*, *Gladiolus*, *Tritonia* und *Lxia* deutlich beobachtet haben. Er sagt:[1]) „Die Anordnung der Längsstreifen ist stets eine gegen den höchsten Punkt des Embryosackscheitels konvergierende. Hat dieser, wie bei *Crocus* und *Gladiolus* nicht selten, zwei gipfelständige Hervorragungen, deren jede vom oberen Teile eines Keimbläschens ausgefüllt wird, so trägt jede dieser Hervorragungen ein System von Streifen. Gegen Reagentien und polarisiertes Licht verhält sich die streifenförmige, Leisten tragende Membran wie eine Cuticula. In Chlorzinkjodlösung färbt sie sich entschieden braungelb. Jod und Schwefelsäure greifen die gestreifte Schicht, auch bei bedeutender Konzentration, kaum an. Sie ist also als Cuticula des Embryosackes zu betrachten".

Aus Schachts späteren Untersuchungen an *Santalum*, wie auch aus den nachfolgenden Untersuchungen anderer Forscher geht hervor, daß von einer Verwechslung des Fadenapparates mit der von Hofmeister angenommenen Leisten tragenden Membran des Embryosackes gar nicht die Rede sein kann.

Längere Zeit verging nach den Erörterungen des Fadenapparates durch Schacht und Hofmeister, bis im Jahre 1877 Strasburger in seinem Buche „Über Befruchtung und Zellteilung" dieser interessanten Frage des Fadenapparates wieder näher trat. Wenn Strasburger hier zum großen Teile die Beobachtungen Schachts bestätigt, so kann er sich doch nicht dazu entschließen, die Schacht'sche Bezeichnung „Fadenapparat" zu gebrauchen.[2]) Er hat nämlich an den Synergiden der meisten untersuchten Pflanzen eine besondere Streifung nicht erkennen können. Dagegen ist ihm eine farblose, homogene, das Licht stärker brechende Substanz am vorderen Teile der Synergiden häufiger aufgefallen. Für *Crocus* und *Gladiolus* beschreibt Strasburger, wie Schacht, eine longitudinale Streifung der vorderen verjüngten Hälften der Gehilfinnen. Da diese Spitze sich mit Chlorzinkjodlösung blau färbte, hält Strasburger sie für eine zelluloseartige Substanz. Die Streifen färbten sich, wie auch das Plasma, braun.[3]) Traten mehr oder weniger schwache Streifungen bei einer Anzahl anderer Gewächse auf, so wurde wieder eine sehr deutliche Längsstreifung bei *Nothoscordium* und *Scabiosa* gefunden.[4]) Weiterhin wird eine homogene, stark lichtbrechende Kappe am Scheitel der Synergiden von *Torenia asiatica* erwähnt, die gegen den hinteren körnigen Teil scharf abgegrenzt ist.[5])

Zum Schlusse spricht Strasburger noch von der deutlichen Streifung der Synergiden von *Santalum album*:[6]) „Die Streifen sitzen

[1]) S. 679.
[2]) Strasburger: Über Befruchtung und Zellteilung. 1877. S. 33.
[3]) S. 39. [4]) S. 41. 42. [5]) S. 45. [6]) S. 47.

an den hinteren, körnigen Inhaltsmassen und konvergieren im bogenförmigen Verlaufe nach dem vorderen und inneren Rande jeder Gehilfin, ohne diesen Rand jedoch zu erreichen; vielmehr erscheint die Substanz an jener Stelle ganz strukturlos. Diese strukturlosen Stellen sind es, die mit Chlorzinkjod die schönste blaue Färbung annehmen, die sich nach hinten zu allmählich verliert". Für *Torenia* sowie für *Santalum* beschreibt Strasburger eine völlige Resorption der Embryosackwand über dem Scheitel der Synergiden.

Im Laufe der nächsten Jahre nimmt auch Strasburger für die von Schacht zuerst beobachtete Differenzierung der vorderen Synergidenhälften die Bezeichnung „Fadenapparat" an. — 1878 berichtet Strasburger von einem deutlichen Fadenapparat bei *Polygonum divaricatum.*[1]) — In seiner Schrift „Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute (1882)" erklärt Strasburger, daß er jetzt die Streifen des Fadenapparates für feine Poren halte, die mit Protoplasma erfüllt seien.

Noch mancherlei Angaben über den Fadenapparat erfahren wir durch Strasburger in den folgenden Jahren. Wir werden nachher mehr davon hören.

In neuerer Zeit haben eine Anzahl Forscher bei den verschiedensten Familien der *Monocotylen* und *Dicotylen* den Fadenapparat beobachtet. Eine eingehende Untersuchung ist allerdings niemals vorgenommen, weil ein anderer Zweck die Arbeiten leitete. Betreffs der Form und der Funktion des Fadenapparates stimmt man meist der Ansicht zu, die Strasburger schon im Anfange der achtziger Jahre ausgesprochen hat.

Coulter und Chamberlain geben in ihrem Lehrbuche ein Verzeichnis der Pflanzen, bei denen der Fadenapparat gefunden ist.[2]) Der Fadenapparat ist gesehen bei: *Sorghum, Zea, Silene, Capsella, Campanula, Jasminium, Salvia* (von Guignard); *Eichhornia* (von Smith); *Romulea* (von Ferraris); *Gymnadenia* (von Marschall-Ward); *Salix* (von C. J. Chamberlain); *Quercus* (von A. H. Conrad); *Hepatica* (von Mottier); *Thalictrum purpurascens* (von J. B. Overton); *Euphorbia corollata* (von Miss Florence Lyon); *Cucurbita* (von Longo); *Paris* und *Trillium* (von Ernst). —

Es schien nun wünschenswert zu sein, mit den modernen Hilfsmitteln der mikroskopischen Technik der Frage des Fadenapparates nochmals näher zu treten. Vor allem galt es auch, die Entwicklungsgeschichte und das Wesen des Fadenapparates zu studieren.

Untersucht habe ich: *Gladiolus, Yucca, Allium, Funkia, Ornithogalum Leucojum, Ixia, Watsonia, Clivia, Ranunculus, Aconitum, Thalictrum, Torenia, Santalum, Salvia, Campanula.* Fixiert wurden die Objekte mit absolutem Alkohol, mit Alkohol-Eisessig (3 Teile Alkohol und 1 Teil Eisessig), mit dem Flemming'schen Chrom-Osmium-Essigsäure-Gemische, mit der Guignard'schen Lösung (Chromsäure-Eisen-

---

[1]) Strasburger: Die *Angiospermen* und die *Gymnospermen* (1897) S. 7.
[2]) Coulter and Chamberlain: Morphology of Angiosperms (1903) S. 94.

chlorid-Eisessig-Wasser), mit der Juel'schen Mischung (Zinkchlorid-Eisessig-Alkohol) und zum geringen Teile auch mit einprozentiger Chromsäure. Mit allen diesen Fixierungsmitteln habe ich gute Resultate erzielt.

Eingebettet wurde das Material, nach Behandlung mit Chloroform oder Zedernholzöl, in Paraffin. Dann wurden Mikrotomschnitte, 2, 5 und 7,5 Tausendstel Millimeter dick, angefertigt.

Die Schnitte wurden nach der im Bonner Institut gebräuchlichen Dreifarben-Methode, mit Safranin-Gentianaviolett-Orange gefärbt. Richtige Färbung gab dem Fadenapparate violettes, dem Plasma rotes Aussehen. Bei Schnitten, die von Alkohol-Material stammten, empfahl sich eine vorhergehende Beizung mit einprozentiger Chromsäure.

Bei der ersten Ansicht der Schnitte wird klar, daß der Fadenapparat nicht, wie es Schacht als wahrscheinlich hinstellt.[1]) einer Kappe vergleichbar, die Spitze der Synergiden nur äußerlich bedeckt, sondern daß er den ganzen oberen Teil der Synergiden durchsetzt.

In den meisten Fällen wurde der Fadenapparat, wie schon aus meinen obigen Angaben hervorgeht, als ein System von Fäden dargestellt, die getrennt in ihrem Verlaufe vom Scheitel der Synergiden sich in das Plasma vorstrecken. Oder auch es wurde eine Kappe mit einer Längsstreifung beschrieben. Longo bildete den Fadenapparat von *Cucurbita* federartig verzweigt ab. Auch Overton will in ähnlicher Weise eine Verzweigung der Fäden wahrgenommen haben. In der Tat stellte sich bei meinen Untersuchungen heraus, daß wir es nicht mit freien Fäden zu tun haben, obschon allerdings das Aussehen des Fadenapparates wesentlich anders ist, als es die Bilder Longos zeigen. Sehr natürlich ist es aber, daß man früher den Bau des Fadenapparates niemals richtig erkennen konnte. Nur das Mikrotom ermöglicht es, Schnitte zu erhalten, die eine Ansicht der wirklichen Struktur dieses interessanten Gebildes gestatten. Tatsache ist, daß selbst Schnitte von 5 Tausendstel Millimeter Dicke noch nicht sehr deutlich den Bau des Fadenapparates erkennen lassen. Man ist mehr geneigt, bei der Ansicht der Schnitte eine streifige Differenzierung dem Synergidenscheitel zuzuschreiben. Einige Figuren, die ich nach diesen Schnitten anfertigte, sollen dies zeigen. — Eine genauere Betrachtung läßt aber zuweilen schon hier als zweifelhaft erscheinen, daß freie Fäden den oberen Teil der Synergiden durchsetzen, indem nämlich eine netzartige Verschlingung der Fäden sichtbar wird. Noch dünnere Schnitte verschaffen erst rechte Aufklärung über das Aussehen und gleichzeitig dann über die Bildung des Fadenapparates. Längsschnitte von 2 Tausendstel Millimeter Dicke machen klar, daß nicht eine streifenförmige, sondern eine netzartige Struktur vorliegt. Wie nachher noch näher besprochen werden soll, erscheint das Netzwerk in den meisten Fällen langgestreckt, so daß ein streifiges Aussehen allerdings zu-

[1]) Schacht: Die Blüte und die Befruchtung von *Santalum album*. S. 9.

stande kommt. Querschnitte zeigen den Fadenapparat ebenfalls in Netzform. Figur 9 ist nach einem Schnitte gezeichnet, der den Fadenapparat im unteren Teile, dicht über den Kernen der Synergiden, trifft. Seitlich erscheint das wabenartige Plasma. Es unterliegt keinem Zweifel, daß der Fadenapparat aus diesem hervorgeht, wie ich des näheren noch auseinandersetzen werde. Der Fadenapparat ist demnach ein gekammertes Gefüge, das meist in der Längsachse der Synergide gestreckt worden ist.

Am Scheitel der Synergide bekommt der Fadenapparat häufig kappenartiges Aussehen. Unter dieser Kappe verstehe ich aber nicht einen scharf abgegrenzten Teil des Fadenapparates, sondern ein homogen erscheinendes Gebilde, das nach unten zu, mehr oder weniger tief, die netzartige Struktur wieder hervortreten läßt und dadurch ein gezacktes Ansehen bekommt. Einige Figuren mögen eine Vorstellung davon geben (Fig. 3, 7, 17). Im Querschnitt ist dieser Teil ebenfalls von homogenem Aussehen.

Strasburger hat häufig eine homogene, lichtbrechende, gegen das Plasma scharf abgesetzte Kappe am oberen Ende der Synergiden gesehen, der jede Streifung fehlte.[1]) An ungefärbten Schnitten und bei frischem Material hat der Fadenapparat meistens dieses Aussehen. Sobald aber die Schnitte von fixiertem Material mit den drei Farben gefärbt sind, ist die netzartige Struktur deutlich erkennbar. Wenn Strasburger oberhalb der Streifung noch eine Kappe bemerkt hat,[2]) so ist diese eben jenes kappenartige Gebilde, das von dem oberen Teile des Fadenapparates gefügt wird. — Über der Spitze des entwickelten Fadenapparates ist die Membran des Embryosackes resorbiert, wie es auch von Schacht und Strasburger verschiedentlich beobachtet worden ist. Besonders deutlich wird dies bei *Gladiolus*, wo der sehr lange Fadenapparat weit über die resorbierte Embryosackmembran in die Mikropyle ragt (Fig. 10). So auch sieht man bei *Watsonia* und einer großen Anzahl Spielarten von *Ixia* die Synergiden in lange Schläuche auslaufen, die in Windungen weit aus der Mikropyle hervorragen. Im oberen Teile dieser Schläuche befindet sich der Fadenapparat.

Santalum besitzt einen sehr deutlichen Fadenapparat. Die Membran des Embryosackes ist über dem Scheitel der Synergiden resorbiert; an der Außenseite des Eiapparates ist sie stark kutinisiert (Fig. 7). Eine genaue Schilderung hiervon, wie von der Form des Fadenapparates gibt Strasburger[3]): „Die Synergidenkappen (Fadenapparate) sind stark gegen die Hauptkörper der Synergiden abgesetzt und eine Leiste springt von der Embryosackwandung aus zwischen dieselben vor. Die Fadenapparate krümmen sich bogenförmig in ihrem Verlaufe, ihr oberes Ende derjenigen Fläche zukehrend, mit

---

[1]) Strasburger: Über Befruchtung und Zellteilung (1877) S. 33, 36, 38, 41, 42, 45.

[2]) Strasburger: Neuere Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den *Phanerogamen*. (1884) S. 59, 60.

[3]) Strasburger: Zu *Santalum* und *Daphne* (Separatabdruck aus den Berichten der Deutschen Botan. Gesellschaft. Jahrgang 1885).

der sich beide Synergidenkappen berühren. Die Streifen erscheinen bei starker Vergrößerung punktiert; sie verdanken ihre Existenz feinen Porenkanälen, die mit plasmatischer Inhaltsmasse erfüllt sind.“ Bei *Santalum* sowohl, wie bei anderen von mir untersuchten Pflanzen erhielt das sich entwickelnde Netzwerk häufig ein punktiertes Aussehen, das durch kleine Körnchen hervorgerufen wurde, die den Strängen seitlich angelagert waren. Die Bedeutung dieser Körperchen wird später noch angegeben werden.

Es würde zu weit führen, wenn ich von dem Fadenapparate jeder von mir untersuchten Pflanze eine Beschreibung geben würde. Sein Bau ist in den meisten Fällen ein sehr ähnlicher. Natürlich sind, entsprechend der Größe der Synergiden, die Fadenapparate mehr oder weniger stark ausgebildet. Ein Unterschied ist zuweilen durch eine größere oder geringere Streckung des Maschenwerkes gegeben.

Wie Fig. 8 zeigt, ist bei *Ornithogalum* ein ziemlich weitlumiges Wabenwerk vorhanden. Bei *Santalum*, *Torenia* und *Gladiolus* dagegen sehen wir ein langgestrecktes Netzwerk, das, selbst bei diesen feinen Schnitten, bei oberflächlicher Betrachtung kaum als solches erkannt wird. Zuweilen erscheint der Fadenapparat in älteren Stadien mehr oder weniger scharf gegen das Plasma im unteren Teile der Synergide abgesetzt.

Eine merkwürdige Erscheinung bietet oft der Fadenapparat bei *Thalictrum purpurascens*. Nach der Färbung mit den bekannten drei Farben erscheint nicht die charakteristische Netzstruktur. Es sind dagegen stark violett gefärbte, große Kappen sichtbar, die auch teilweise wabig, aber stark verquollen erscheinen (Fig. 15). Das Plasma setzt sich gegen diese Kappen sehr scharf ab. Vergleichende Untersuchungen, die ich an anderen Arten von *Thalictrum* vornahm, ließen mich niemals ähnliche Ausgestaltung finden. Es zeigte sich immer bis zur Befruchtung der gewöhnliche Bau des Fadenapparates (Fig. 17). Nach der Befruchtung trat auch hier Verquellung ein, die aber ganz anderes Aussehen hatte als das vorerwähnte bei *Thal. purp.* Niemals zeigten sich wabige Verquellungsbilder, sondern der Fadenapparat schien plötzlich in eine formlose Masse von homogenem Aussehen umgebildet. Eine scharfe Abgrenzung gegen das Plasma, wie Fig. 17 zeigt, war außerdem dann nicht gegeben.

Es galt nun, Objekte zu untersuchen, bei denen sich ähnliche Bilder wie die von *Thalictrum purpurascens* erwarten ließen. Als geeignet erschien *Torenia*. Schacht[1]) beschreibt den Fadenapparat von *Torenia* als eine fettglänzende Masse, die nur am Rande eine faserige Beschaffenheit erkennen läßt. Strasburger sagt[2]): „Am Scheitel jeder Synergide fällt uns eine homogene, stark lichtbrechende Kappe auf, die gegen den hinteren, feinkörnigen Teil

[1]) Schacht: Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse. Teil II. 1859. S. 386.

[2]) Strasburger: Das Botanische Practicum. 1902. S. 558.

scharf abgesetzt ist; es ist das der Fadenapparat." Meine Beobachtungen an gefärbten Schnitten ergaben, das bei *Torenia* bis zur Befruchtung ein deutlicher, netzartiger Fadenapparat vorhanden ist (Fig. 5 und 16). Erst nach der Befruchtung verquellen die Fäden und bilden eine homogene Masse, die im Anfange allerdings noch seitlich und am unteren Teile sich faserig zeigt. — Bei anderen Pflanzen fand ich nie ähnliche Verquellungsbilder des Fadenapparates, wie sie die Synergiden von *Thalictrum purpurascens* häufig aufweisen. Es ist wahrscheinlich, daß hier eine besondere Veranlassung jene außergewöhnliche Verquellung bedingt.

Thalictrum purpurascens besitzt zum Teil die Fähigkeit, sich durch Apogamie fortpflanzen zu können, wie von J. B. Overton[1]) nachgewiesen ist. Aus dieser Eigenschaft kann man sich das Aussehen des Fadenapparates in verschiedener Weise erklären. Die einfachste Erklärung wäre: Das Ei wartet auf Befruchtung, die aber ausbleibt. Darauf beginnt der Fadenapparat sich aufzulösen, wobei die wabenartige Verquellung entsteht. Eine andere Erklärung kann man sich schaffen, wenn man an die hier vorliegende ungewöhnliche Weiterentwicklung des Eies denkt. Es möchte wahrscheinlich werden, daß mit der Befähigung des Eies, ohne Befruchtung einen Embryo zu bilden, auch eine frühzeitige Verquellung des Fadenapparates stattfindet. — Die großen Wabenbilder in dem verquollenen Fadenapparate halte ich nicht für veranlaßt durch die ursprüngliche Struktur, die bei *Thalictrum* ziemlich engmaschig ist.

Sichere Beweise für obige Annahme der Verquellung könnte die Entwicklungsgeschichte des Fadenapparates liefern. Nun war aber das Material, das mir Herr Dr. Overton gütigst zur Verfügung stellte, nur zum Teil apogamisches. Deshalb wußte ich nicht, ob ich apogamisches Material vor mir hatte oder nicht, wenn mir junges Material immer deutliche Netzstruktur zeigte. Immerhin ist ja möglich, daß die erste Entwicklung des Fadenapparates normal verläuft, und erst bei gewisser Größe die Umbildung erfolgt.

Im Gegensatze sah ich an nicht apogamischem Material von *Thalictrum purpurascens*, bei reifen, oder soeben befruchteten Eiapparaten einen Fadenapparat mit charakteristischem Bau, der erst nach der Befruchtung verquillt (Fig. 4). Die Verquellungsbilder sind aber immer andere als die bei *Thalictrum purpurascens*. Gerade die große Verschiedenheit in den Verquellungsbildern, auch bei anderen Pflanzen, gegenüber dem apogamischen Material von *Thal. purp.* spricht für eine Verquellung, die im letztangegebenen Sinne vor sich geht.

Unter den mir durch die Güte des Herrn Geheimrat Strasburger gegebenen Präparaten von *Alchemilla* konnte ich leider keines finden, das den Fadenapparat oder seine Verquellung gut zeigte und dadurch eine vergleichende Untersuchung mit *Thalictrum purpurascens* möglich gemacht hätte. —

[1]) Overton, J. B. Über *Parthenogenesis* bei *Thalictrum purpurascens*. (Sonderabdruck aus den Berichten der Deutschen Bot. Gesellschaft. Band XXII. Jahrgang 1904. Heft 5.)

Auf *Thalictrum purpurascens* wurde ich von Herrn Dr. Overton aufmerksam gemacht, der gelegentlich seiner Studien über Apogamie den Fadenapparat bemerkt hatte. Overton glaubte, den Fadenapparat bis an die Vakuolen der Synergiden reichend beobachtet zu haben. Aus Gründen, die ich nachher verständlich machen will, habe ich nach einer unmittelbaren Verbindung des Fadenapparates mit der Vakuole gesucht. Die Beobachtungen an *Thalictrum* zeigten, daß der Fadenapparat die Vakuole nie erreicht. Zwar kommt er ihr in älteren Stadien sehr nahe, es bleibt aber noch immer eine dünne trennende Plasmaschicht. Ein Präparat von *Gladiolus segetum*, das den Fadenapparat und die Vakuole einer Synergide sehr schön erkennen ließ und gleichzeitig eine volle Ausbildung des Fadenapparates sicherte, da am Scheitel des Fadenapparates der Pollenschlauch sich zeigte, machte bei der ersten Betrachtung die Möglichkeit einer direkten Verbindung wahrscheinlich. Stärkere Vergrößerung jedoch und nähere Untersuchung lehrten, daß auch hier eine trennende Plasmaschicht vorhanden war (Fig. 10). Alle meine weiteren Untersuchungen schließen den Fall einer direkten Verbindung des Fadenapparates mit der Vakuole aus. —

Über die Entwicklungsgeschichte des Fadenapparates war bisher noch nichts bekannt, so daß ich nur von dem Ergebnis meiner Beobachtungen berichten kann. Strasburger macht allerdings schon im Jahre 1877 Angaben über die Bildung der Kappen von *Torenia*.[1]) Er hat trotz der völligen Ausbildung des Eiapparates noch nichts von den Kappen gesehen. „Plötzlich bildet sich dann der stark lichtbrechende, linsenförmige Körper. Die Vergrößerung schreitet fort, greift bald über die vordere Fläche der Gehilfinnen und wird endlich perfekt. Gleichzeitig mit der Ausbildung sieht man die Embryosackwand über denselben immer dünner werden und endlich verschwinden, so daß die Kappen direkt nach außen stehen." — Die Beobachtung an gefärbten Mikrotomschnitten zeigten das Entstehen und das Wachsen des Fadenapparates in folgender Weise: Nach der Ausbildung des jungen Embryosackes und nach den verschiedenen Teilungen seines Kernes nehmen bekanntlich drei Zellen den Scheitel des Embryosackes ein, von denen zwei birnenförmige Gestalt erhalten. Diese beiden Zellen sind die Synergiden, während die dritte Zelle das Ei ist. Das Plasma der Synergidenzellen ist zuerst körnig (Fig. 11), nimmt aber bald einen wabenartigen Bau an (Fig. 12). Mit dem Wachstum der Synergiden erfolgt gleichzeitig eine starke Streckung des Plasmas, so daß schließlich langgezogene Waben von Plasma die beiden Zellen erfüllen. Mittlerweile beginnt die Anlage des Fadenapparates am Scheitel der Synergiden. Einzelne Stränge des wabigen Plasmas nehmen ein homogenes Aussehen an. Die Farbe dieser homogenen Stränge bei der Dreifärbung ist zunächst von einem helleren, leuchtenderen Rot als die des Plasmas. Die Anzahl der umgewandelten Plasmastränge vergrößert sich mehr und mehr. Der obere Teil des wabigen Plasmas ist bald ganz umgebildet

[1]) Strasburger: Über Befruchtung und Zellteilung. 1877. S. 45.

und wird nun violett tingiert. Während der Umwandlung sieht man oft an den Strängen jene schon vorhin erwähnten Körnchen, die sehr bald mit den Strängen verschmelzen. Bei Behandlung mit Javellescher Lauge bleiben sie an den umgebildeten Strängen meist erhalten. Falls sie verschwinden, kann man sie als noch nicht umgebildete Plasmakörnchen auffassen. Im anderen Falle aber sind sie umgebildetes Plasma, das den Strängen angefügt wird und mit ihnen verschmilzt. Man kann hier, wie es Tischler für die Zellulosebalken in den Embryosackauswüchsen von *Pedicularis* beschreibt, ein Appositionswachstum in analoger Weise annehmen.

Zweifelhaft ist mir die Bedeutung von größeren Körnern geblieben, die ich oft im Fadenapparat und an seinem Rande bei *Gladiolus segetum* sah und die sich bei der Dreifärbung tief violett bis schwarz färbten. Sie scheinen im unteren Plasmateile der Synergiden zu entstehen und dann nach dem oberen Teile befördert zu werden. Vielleicht stellen sie ein gebildetes Kohlehydrat dar, das auch bei der Verstärkung des Fadenapparates Verwendung findet. —

Im Querschnitt (Fig. 9) war das Maschenwerk des Fadenapparates von einem dunkler tingierten Streifen umgrenzt. Jedenfalls stellt er in Umbildung begriffene Plasmastreifen dar, was auf eine ziemlich regelmäßige, allmähliche Umwandlung nach allen Seiten schließen läßt.

Es ist eine Folge der Längsstreckung des Wabenplasmas, daß der Fadenapparat, der aus diesem gestreckten Kammergefüge hervorgeht, im optischen Bilde meist ganz den Eindruck einer Streifung macht, die dann wieder die Existenz von freien Fäden vermuten läßt. Nur selten beobachtet man, wie bei *Ornithogalum*, ein deutliches, weitmaschiges Netzwerk. —

Von jeher hat man angenommen, daß der Fadenapparat ein System von Kanälen darstellt. Schacht[1]) deutet dies an, wenn er sagt, daß die Fäden vielleicht keine freien Fasern, sondern nur die Scheidewände zwischen zahlreichen, sehr feinen Kanälen seien. Auch Strasburger war der Ansicht, daß die Streifung Kanäle andeutet, die am Scheitel in feinen Poren ausmünden, oder daß, wo eine Kappe den Fadenapparat bildet, Kanäle in ihr ausgespart sind.

Da es jetzt feststeht, daß der Fadenapparat aus dem Wabenplasma hervorgeht, also einen gekammerten Bau besitzt, so ist es nicht so leicht verständlich, daß Kanäle ausgespart sind. Zumal sind die oberen Teile des Fadenapparates, wie ich schon früher erwähnt habe, durch frühzeitige Verquellung zu kappenartigen, homogenen Gebilden geworden. Die Ansicht der Querschnitte dieser Kappen läßt kaum die Annahme von Öffnungen zu. Versuche, an Querschnitten des unteren Teiles in Olivenöl durch Luftbläschen leere Räume des Fadenapparates nachzuweisen, blieben erfolglos. Dennoch mögen diese aber vorhanden sein, da der Versuch

---

[1]) Schacht: Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse. II. Teil. 1859. S. 386.

mit Schwierigkeiten verknüpft ist, die kaum ein positives Resultat in Aussicht stellen. —

Vom Plasma der Synergide bleibt in vielen Fällen nur ein schmales Band übrig, das den Kern und die Vakuole umfaßt und diese von der Zellwand und dem Fadenapparate trennt. Der Kern befindet sich zwischen Vakuole und Fadenapparat. Ob das Plasma sich gegen den völlig entwickelten Fadenapparat vielleicht mit einer Vakuolenwand abgrenzt, konnten meine Untersuchungen nicht ermitteln. Jedenfalls kann man oft beobachten, daß sich der Fadenapparat im fertigen Zustande ziemlich scharf gegen das Plasma absetzt (Fig. 7).

Wenn der Fadenapparat schon eine ziemliche Größe erreicht hat, wird die Embryosackmembran über dem Scheitel des Fadenapparates immer dünner und schwindet schließlich ganz.

Kurz nach der Befruchtung beginnt der Fadenapparat zu verquellen. Im Falle einer Nichtbefruchtung tritt dieselbe Verquellung zu einer homogenen, formlosen Masse ein. Die Synergiden gehen zu Grunde, die verquollene Substanz des Fadenapparates bleibt am Scheitel des Embryosackes und in der Mikropyle zurück. Diese Masse ist noch vorhanden, wenn sich der Embryo schon vielmals durch Zellteilung vergrößert hat (Fig. 14).

Es fragt sich nun, welches die Substanz des Fadenapparates ist. Schacht hält den Fadenapparat für eine Zellstoffausscheidung.[1]) Er folgert dies, als sich der Fadenapparat durch Chlorzinkjodlösung violett färbte, durch Kupferoxydammoniak verschwand, durch Anwendung von Kalilösung aufquoll. Strasburger hat meist nur am oberen Teile des Fadenapparates mit Chlorzinkjod violette Färbung erhalten. Er sagt[2]): „Die Poren des Fadenapparates sind mit Protoplasma erfüllt, und dieses färbt sich bei Behandlung mit Chlorzinkjodlösung gelbbraun, während der Körper des Fadenapparates, wenigstens am Scheitel, violette Färbung annimmt. Bei *Crocus* und *Gladiolus* ist der Fadenapparat nicht scharf gegen den Inhalt der Synergiden abgegrenzt, vielmehr greift er im optischen Durchschnitt streifenförmig in denselben ein. Diese unteren Teile lassen sich nicht violett färben, nehmen vielmehr einen bräunlichen Ton an“. Auch bei *Santalum* hat Strasburger nur an dem oberen Teile der Fadenapparate mit Chlorzinkjodlösung reine Zellulosereaktion erhalten, die sich nach unten zu allmählich verlor.[3]) Longo hat im ganzen Verlaufe der Fäden bei *Cucurbita* Zellulosereaktion erhalten.[4]) — Die violette Tinktion des Fadenapparates bei der Dreifärbung läßt schon wahrscheinlich werden, daß sie durch Zellulose veranlaßt

---

[1]) Schacht: Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse Teil II. 1859. S. 386, und Schacht: Die Blüte und Befruchtung von *Santalum album*. S. 9.

[2]) Strasburger: Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute. 1882. S. 75.

[3]) Strasburger: Zu *Santalum* und *Daphne*. 1882. S. 75.

[4]) Biagio Longo: Ricerche sulle Cucurbitaceae e il significato de percorso intercellulare del tubetto pollinico. (Reale Accademia Dei Lincei. 1903. S. 8.)

wird. Auch die Zellmembranen werden violett gefärbt. Ist auch mit Chlorzinkjodlösung der beste Nachweis von Zellulose zu erhalten, so habe ich dennoch verschiedene Reagentien auf Zellulose angewandt, um ganz sichere Beweise von der Zellulosesubstanz des Fadenapparates bringen zu können.

Mit Chlorzinkjod färbt sich der Fadenapparat schön violett. In der Tat tritt am oberen Teile eine intensivere Färbung ein, da ja dort die Umwandlung des Plasmas beginnt, also auch zuerst vollkommen geworden ist. Außerdem sind ja dort, wie schon verschiedentlich angeführt ist, kappenartige Verquellungen entstanden, die natürlich stärkere Färbung annehmen. Der untere Teil des Fadenapparates ist eben im Entstehen begriffen, bedarf zum mindesten noch der Verstärkung. Läßt man die Lösung auf ältere Stadien einwirken, so wird die violette Färbung auch am untersten Ende des Fadenapparates deutlich. Reaktionen, die mit einem Gemische von Jod und Schwefelsäure oder von Jod und Phosphorsäure hervorgerufen wurden, ergaben Zellulose. Es erfolgte in beiden Fällen eine schöne Blaufärbung des Fadenapparates. Endlich führte ich noch eine Färbung mit Eisenhämatoxylin und Kongorot aus. Das Plasma der Synergiden färbte sich grauschwarz, der Fadenapparat rot, wie es für Zellulose bei Tinktion mit Kongorot charakteristisch ist.

Einlagerung anderer Stoffe in den Fadenapparat haben nicht stattgefunden, wie einige Reaktionen klar erwiesen. Tischler fand, daß in die Zellulosestränge in den Embryosackauswüchsen bei *Pedicularis* sich sehr bald Pectin einlagerte.[1]) Ferner führt er Buscalioni an, der bei seinen Zellhautstudien überall ähnliches gefunden habe. Stets sei nur in den allerjüngsten Stadien mit Chlorzinkjod Zellulosefärbung aufgetreten; später habe sich übereinstimmend ein „Pigment" eingelagert, das die Zellulosefärbung verhinderte.

Einige der Färbungen, die Tischler angibt, habe ich ausgeführt, ohne aber ein Resultat zu erhalten, das auf die Anwesenheit eines anderen Stoffes hindeutete.

Auch Pectin ist nicht vorhanden. Ich behandelte die Schnitte mit Methylenblau, ohne die für Pectin charakteristische himmelblaue Färbung eintreten zu sehen. Ebensowenig erhielt ich Pectinreaktion mit Safranin. Der Fadenapparat besteht demnach, wenigstens bis zur Befruchtung, aus reiner Zellulose. Bei Behandlung mit Kupferoxydammoniak verschwindet er vollständig, während Javellesche Lauge keine Veränderung hervorbringt. Zusammenfassend komme ich zu dem Ergebnisse, daß der Fadenapparat aus Zellulose besteht, daß diese durch Umwandlung des wabigen Plasmas entsteht, daß das Wachstum durch Apposition von Zellulosekörnchen stattfindet, die als Spaltungsprodukte im Plasma auftreten. Eine chemische Erklärung für die Zersetzungserscheinungen des Plasmas

---

[1]) Tischler: Über die Verwandlung der Plasmastränge in Zellulose im Embryosack bei Pedicularis. (Sonderabdruck aus den Berichten der Königsberger „Physikalisch-Ökonomischen Gesellschaft".) Inaugural-Dissertation. Bonn 1899. S. 10.

zu geben, ist heute noch nicht möglich. — Plasmaumwandlungen, wie sie bei der Bildung des Fadenapparates stattfinden, scheinen gar nicht seltene Erscheinungen im Pflanzenreiche zu sein. Eine ganze Reihe analoger Fälle, die natürlich immer bestimmte Unterschiede aufweisen, können angeführt werden.

Ich erwähnte schon die Umwandlung der Plasmastränge im Embryosackauswuchs von *Pedicularis*. Es tritt hier allerdings, wie Tischler fand und auch schon erwähnt worden ist, eine baldige Einlagerung von Pectin ein.

In Strasburgers: „Die pflanzlichen Zellhäute“ finden wir weitere Analoga angegeben:

Buscalioni beschreibt, daß im Embryosack von *Phàseolus multiflorus*[1]) aus dem Cytoplasma fadenförmige Strukturen hervorgehen, die ganz in Zellulose umgebildet werden.

Nach Buscalioni füllt in der Epidermis und einer anderen Schicht der Samenschale von *Corydalis*[2]) ein aus dem Cytoplasma entstandenes Netzwerk von Zellulosesträngen die ganze Zelle aus.

Ferner beschreibt Buscalioni ein aus Cytoplasma hervorgegangenes Zellulosenetzwerk im Mikropylarende des Embryosackes von *Veronica hederaefolia*,[3]) ferner in den beiden Zellschichten der Samenschale von *Verbascum*.[4]) Auch das Netzwerk in den Aussackungen des Embryosackes von *Plantago lanceolata*[5]) geht nach Buscalioni aus Plasmafäden hervor. Es findet hier ebenso ein Appositionswachstum statt, wie ich es für den Fadenapparat angab.

Endlich führe ich noch zwei interessante Bildungsvorgänge von Zellulose aus Cytoplasma an. J. M. Janses und später Strasburgers Untersuchungen an *Caulerpa* ergaben, daß in den Protoplasmasträngen der *Rhizoide* Zellstoffbalken als feine Fäden angelegt werden.[6]) Diese Anlage erfolgt an beliebigen Stellen des Plasmastranges. Die Substanz der angelegten feinen Fädchen, die durch Anlagerung neuer Teilchen verstärkt werden, ist noch unbekannt. Ein typischer Fall der Plasmaumwandlung liegt bei der von Strasburger beschriebenen *Azolla filiculoides* vor.[7]) Die einschichtigen Tapetenzellen des Mikrosporangiums wandern nach der Trennung der jungen Sporen zwischen diese ein und bilden durch Verschmelzung ein zusammenhängendes Plasmodium. Dieses Plasmodium scheidet um die einzelnen Sporen eine glashelle, nicht tingierbare Flüssigkeit aus. Die entstandenen Blasen vergrößern sich, ver-

[1]) Buscalioni: Contribuzione allo studio della membrana cellulare. (Malpighia. Bd. VI. 1892. S. 3.)

[2]) Contribuzione allo studio della membrana cellulare. II. Corydalis cava. (Malpighia. Bd. VI. 1892. S. 217.)

[3]) Sulla struttura e sullo sviluppo del seme della Veronica hederaefolia L. (Mem. della R. Acad. della sc. di Torino. Ser. II. T. XLIII. 1893.)

[4]) Contribuzione allo studio della membrana cellulare III. (Malpighia. Bd. VII. 1893. S. 105.)

[5]) Contribuzione allo studio della membrana cellulare IV. Plantago lanceolata. (Malpighia. Bd. VIII. 1894. S. 1.)

[6]) Straßburger: Die pflanzlichen Zellhäute. 1898. S. 536—538.

[7]) Die pflanzlichen Zellhäute. 1898. S. 543—549.

schmelzen in Mehrzahl und verdrängen das Plasmodium an die Mikrosporangienwand. Das verdrängte plasmodiale Cytoplasma wandert aber später in die Gallertblasen ein, die schließlich ganz von Cytoplasmakammern erfüllt sind. Die Wände dieser Cytoplasmakammern werden vollständig in Zellulose umgewandelt. — Ganz kurz darf ich noch auf die Angaben über „Wandverdickung durch Plasmaumwandlung in Spiralgefäßen" hinweisen, die Tischler[1]) aus den Untersuchungen einiger Forscher zusammenstellt. Es handelt sich hier im wesentlichen darum, daß durch Umwandlung des plasmatischen Wandbeleges Verdickungen der Zellwand auftreten.

Die Anführung dieser Analoga mag genügen, um zu zeigen, wie verbreitet die Umwandlung des Cytoplasmas in Zellhautstoff ist. —

Es erübrigt noch, Betrachtungen über die Funktion des Fadenapparates anzustellen.

Nachdem Schacht in seiner Abhandlung über die Befruchtung bei *Gladiolus* auf die innige Verbindung des Pollenschlauches mit der Spitze der Keimkörperchen hingewiesen hat, fährt er fort[2]): „Ganz entschieden haben jene Fäden, welche schon vor der Befruchtung die Spitze der Keimkörperchen bilden, hier eine wesentliche Bedeutung, denn sie fehlen niemals und bewirken augenscheinlich die direkte Berührung und den innigen Zusammenhang des Pollenschlauches mit genannten Körperchen. In welcher Weise sie aber den Übergang des Pollenschlauch-Inhaltes in die Plasmamasse der Keimkörperchen vermitteln, kann ich so wenig angeben, als ich ihren direkten Anteil an den weiteren Vorgängen im Innern dieser Masse zu entscheiden vermag. Eine Bewegung der Fäden habe ich niemals gesehen, und doch müssen selbige, wenn überhaupt bei den *Phanerogamen* sogenannte Spermatozoen gefunden werden sollen, deren Analoga sein, denn im Pollenschlauche selbst sind solche, zum wenigsten bei *Gladiolus segetum* zur Zeit der Befruchtung sicher nicht vorhanden. Wunderbar wäre es alsdann, daß diese Fäden im entschieden weiblichen Teile, im Keimkörperchen selbst vorkommen". Die zuletzt genannten Vermutungen läßt Schacht sehr bald fallen. Die Ansicht aber erhält er aufrecht, daß der Pollenschlauch-Inhalt durch die erweichte, aufgequollene Membran des Pollenschlauches und zwischen den Räumen des Fadenapparates, die wahrscheinlich durch Haarröhrchen Anziehung bewirkten, stattfinden müsse.[3]) Die unmittelbare und innige Berührung von Pollenschlauch und Fadenapparat würde schon durch das Hervorragen der Fadenapparate aus der Membran des Embryosackes vermittelt. Jedenfalls sei die Membran durch die Einwirkung des Fadenapparates resorbiert worden.[4])

---

[1]) Tischler: Über die Verwandlung der Plasmastränge in Zellulose im Embryosack bei Pedicularis. S. 15.

[2]) Schacht: Der Vorgang der Befruchtung bei *Gladiolus segetum*. S. 6.

[3]) Schacht: Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse. S. 392.

[4]) Schacht: Die Blüte und Befruchtung von *Santalum album*. S. 17. 18.

Auch Strasburger ist der Ansicht, daß die Lösung oder Quellung der Embryosackmembran durch die Gehilfinnen veranlaßt wird.[1]) In seiner „Theorie der Zeugung“ schreibt Strasburger[2]): „Es läßt sich kaum bezweifeln, daß es die, das mikropylare Ende des Embryosackes ganz ausfüllenden Synergiden sind, die die Substanz ausscheiden, welche Einfluß auf die Wachstumsrichtung der Pollenschläuche übt. Die Änderung in der Wachstumsrichtung dieser Pollenschläuche fällt tatsächlich mit dem Augenblick zusammen, in welchem die Streifung in den Synergidenkappen auftritt. Diese Streifung deutet wohl die Bahnen an, welche die auszuscheidende Substanz innerhalb der Synergidenkörper einschlägt. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß die im unteren Körperteile der Synergiden befindlichen Vakuolen die auszuscheidende Substanz enthalten“. Dieser Meinung über die Funktion des Fadenapparates haben sich, wie schon erwähnt worden ist, die meisten der Forscher angeschlossen, die in neuerer Zeit den Fadenapparat beobachtet haben. — Der Bau des Fadenapparates, der ja jetzt als gekammert bekannt ist, gibt der Annahme von der Ausscheidung eines chemotaktischen Stoffes wohl kaum eine große Berechtigung. Doch ist ja leicht einzusehen, daß, auch wenn Kanäle nicht ausgespart sind, die Wände für die chemotaktische Substanz sicherlich sehr durchlässig sein können.

Andererseits wird durch die Entwicklung der Vakuolen sehr wahrscheinlich, daß diese einen Stoff enthalten, der zur Zeit der Befruchtung ausgeschieden wird. Die Vakuolen entstehen fast zu derselben Zeit oder wenig später, wenn die Bildung des Fadenapparates ihren Anfang nimmt. Ihr Wachstum schreitet mit dem der Fadenapparate fort, bis sie kurz vor der Befruchtung ihr endgültiges Aussehen erlangt haben. Sie erreichen häufig eine beträchtliche Größe. Ist die Befruchtung vollzogen, so sind die Vakuolen plötzlich verschwunden; sie haben ihren Zweck erfüllt. Die Synergiden und die Fadenapparate haben in diesem Augenblicke noch nicht mit der Desorganisation begonnen.

Ich habe versucht, mit einigen Reagentien den Inhalt der Vakuolen zu prüfen. Die großen Schwierigkeiten aber, die dieser Untersuchung entgegentreten, verhinderten, daß ich günstige Resultate erzielte.

Behandlung der Schnitte von frischem Material mit der Fehling'schen Lösung, mit Zuckerlösung und Schwefelsäure, mit salpetersaurem Quecksilberoxydul (Millon'sches Reagens) ergaben eine Rotfärbung des Vakuoleninhaltes, sodaß man die Anwesenheit von Glukose und Eiweiß annehmen darf. Alle anderen Reaktionen gaben keinerlei Aufschluß über die fragliche Substanz in den Vakuolen. Besonders auffällig war es, daß bei älteren Stadien mit Fehling'scher Lösung ein starker Niederschlag von rotem Kupferoxydul in der Mikropyle entstand, Glukose dort also vorhanden war.

[1]) Strasburger: Befruchtung und Zellteilung. S. 47.

[2]) Strasburger: Neuere Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den *Phanerogamen*. 1884. S. 60.

Es ist wahrscheinlich, daß in diesen Stadien ein Glukose-haltiger, chemotaktischer Stoff schon ausgesondert ist und die Mikropyle erfüllt.

Die Ergebnisse der Untersuchungen betreffs Entwicklung und Inhalt der Synergiden mit ihren Vakuolen lassen die große Wahrscheinlichkeit bestehen, daß ein chemotaktischer Stoff in den Vakuolen enthalten ist, daß er durch den Fadenapparat nach der Spitze der Synergiden befördert und dort ausgeschieden wird.

Eine unmittelbare Verbindung der Vakuole mit dem Fadenapparate besteht nicht, sodaß das Sekret also nicht direkt in den Fadenapparat gelangen kann. Dadurch ist aber eine große Schwierigkeit gar nicht gegeben, denn es ist leicht verständlich, daß die trennende Plasmaschicht das Sekret in den Fadenapparat überzuführen vermag. Man muß sich denken, daß das Plasma den auszuscheidenden Stoff aus der Vakuole in den Fadenapparat gleichsam hineindrückt. Nachdem das Sekret ausgeschieden ist, und dieses den Pollenschlauch bis an den Eiapparat gelockt hat und ihm den Weg durch Auflösen der Embryosackmembran erleichtert hat, gehen die Synergiden zu Grunde. Ihre Aufgabe haben sie erfüllt, und gerade die Lösung dieser Aufgabe verleiht dem Namen „Synergiden oder Gehülfinnen“ große Berechtigung.

Es ist wohl als sicher anzunehmen, daß der Fadenapparat eben wegen seiner Funktion allen angiospermen Gewächsen zu eigen ist.

Sicherlich ist es von großem Interesse zu sehen, in welcher Weise die Natur hier einen Apparat entstehen läßt, der bei der wichtigsten Aufgabe der Pflanze, bei der Fortpflanzung, seine Dienste verrichtet.

Ergebnisse.

Die Synergiden der Angiospermen besitzen einen entsprechend ihrer Größe mehr oder weniger stark ausgebildeten, aber im Bau immer ähnlichen Fadenapparat, der als Wabengefüge den oberen Teil der Synergiden durchsetzt.

Eine eigenartige Verquellung erfährt der Fadenapparat bei den Pflanzen von *Thalictrum purpurascens,* welche die Fähigkeit besitzen, ihre Fortpflanzung apogamisch zu vollziehen.

Der Fadenapparat entsteht durch Umwandlung des wabigen Plasmas. Das Wachstum geschieht durch Apposition. Eine scharfe Abgrenzung gegen das Plasma scheint den Abschluß der möglichen Bildung des Fadenapparates anzuzeigen.

Der obere Teil verquillt häufig schon vor der Befruchtung zu kappenartigen Gebilden.

Über dem Scheitel des Fadenapparates wird die Embryosackmembran resorbiert. Häufig ragen dann die Fadenapparate aus der resorbierten Membran hervor.

Gleichzeitig mit der Entwicklung des Fadenapparates schreitet die Bildung der Vakuolen im unteren Teile der Synergiden fort. Die Vakuolen werden immer durch eine, wenn auch mitunter sehr schmale Plasmaschicht von dem Fadenapparate getrennt.

Nach der Befruchtung geht der Fadenapparat mit den Synergiden zu Grunde. Er bleibt als formlose Masse noch längere Zeit am mikropylaren Ende des Embryosackes erhalten.

Die Substanz des Fadenapparates ist Zellulose, die aus dem Plasma als Spaltungsprodukt entsteht.

Einlagerung anderer Stoffe findet vor der Befruchtung nicht statt.

Die Funktion des Fadenapparates ist sehr wahrscheinlich die, bei der Ausscheidung eines chemotaktischen, Glukose-haltigen Stoffes den Weg zu bilden.

Die Entwicklungsgeschichte der Vakuolen verlangt die Annahme, daß in ihnen der auszuscheidende Stoff zu suchen ist.

Literatur.

Biagio Longo: Ricerche sulle Cucurbitaceae e il significato de percorso intercellulare del tubetto pollinico. (Reale Accademia Dei Lincei 1903.)

Buscalioni. Contribuzione allo studio della membrana cellulare. (Malpighia. Bd. VI. 1892.)

—, Contribuzione allo studio della membrana cellulare II. Corydalis cava. (Malpighia. Bd. VI. 1892.)

—, Sulla struttura e sullo sviluppo del seme della Veronica hederaefolia. (Mem. della R. Accad. delle sc. di Torino. Ser. II. T. XLIII. 1893.)

—, Contribuzione allo studio della membrana cellulare. III. (Malpighia. Bd. VII. 1893.)

—. Contribuzione allo studio della membrana cellulare IV. Plantago lanceolata. (Malpighia. Bd. VIII. 1884.)

Coulter and Chamberlain, Morphology of Angiosperms. 1903.

Hofmeister, Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. II. Monocotyledonen.

Schacht, Vorgang der Befruchtung bei Gladiolus segetum. (Auszug aus dem Monatsberichte der Königl. Akademie der Wissenschaften zu Berlin. 1856.)

—. Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse. II. Teil. 1859.

—. Die Blüte und die Befruchtung von Santalum album.

Strasburger, Über Befruchtung und Zellteilung. 1877.

—. Die Angiospermen und die Gymnospermen. 1879.

—, Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen. 1884.

—, Zu Santalum und Daphne. (Separatabdruck aus den Berichten der Deutschen Botan. Gesellschaft.) Jahrgang 1885.

—, Das Botanische Practicum. 1902.

—. Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute. 1882.

—, Die pflanzlichen Zellhäute. 1898.

Tischler, Über die Verwandlung der Plasmastränge in Zellulose im Embryosack bei Pedicularis. (Sonderabdruck aus den Berichten der Königsberger „Physikalisch-Oekonomischen Gesellschaft") Inaugural-Dissertation Bonn 1899.

Erklärung der Figuren zu Tafel XIII.

(Die Angaben der Oculare und Objektive beziehen sich auf das Mikroskop von Leitz oder Seibert; außerdem ist die Dicke der Schnitte, nach denen gezeichnet ist, angeführt.)

Fig. 1. Allium Moly: Synergiden $^5/_{1000}$ mm. Seibert: Oc. 1; Obj. 7.

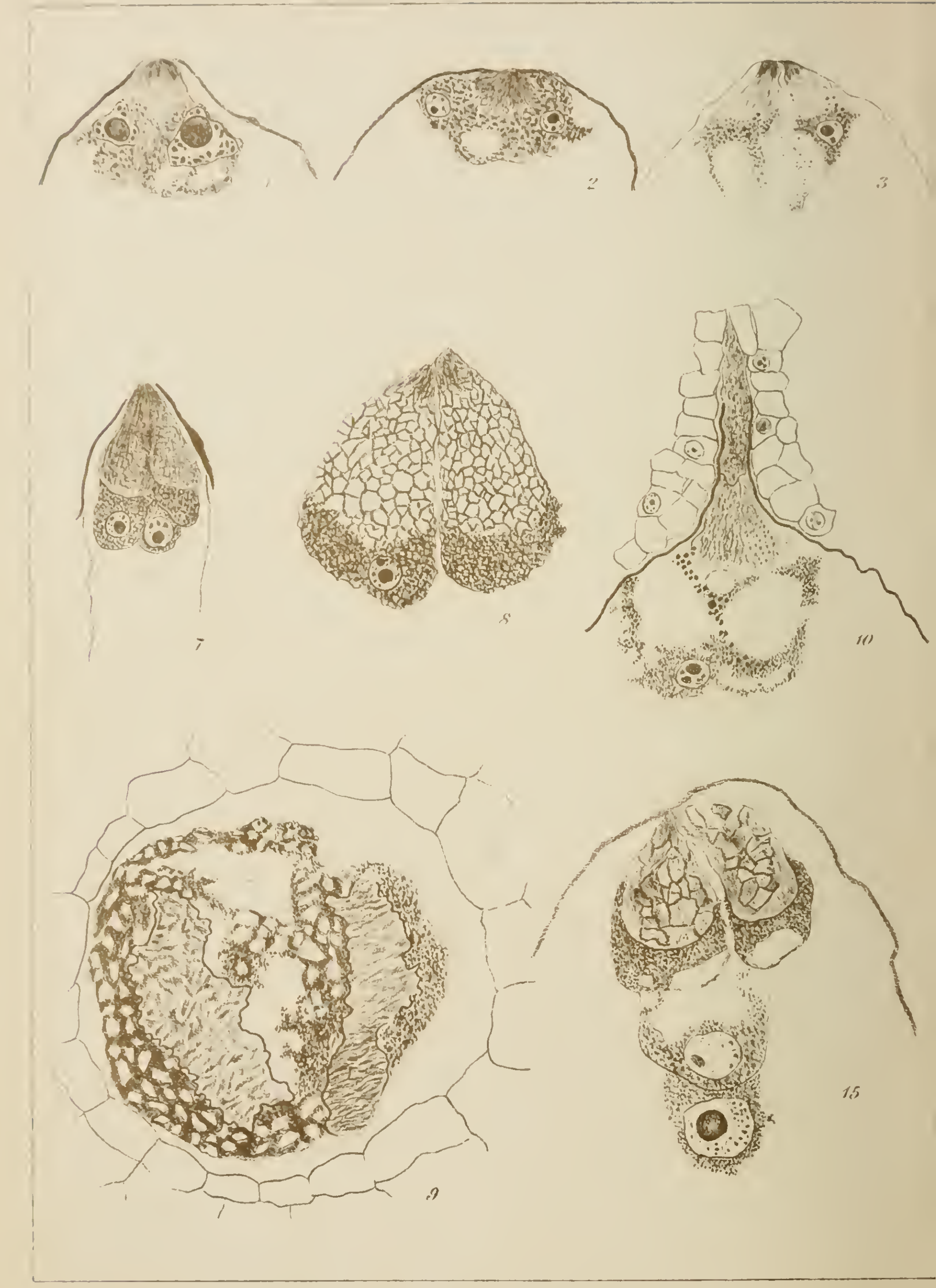
Fig. 2. Clivia: Synergiden $^5/_{1000}$ mm. Seibert: Oc. 1; Obj. 7.

Fig. 3. Ranunculus aconitifolius $^5/_{1000}$ mm. Seibert: Oc. 1; Obj. $^1/_{16}$ Oel-Immersion.

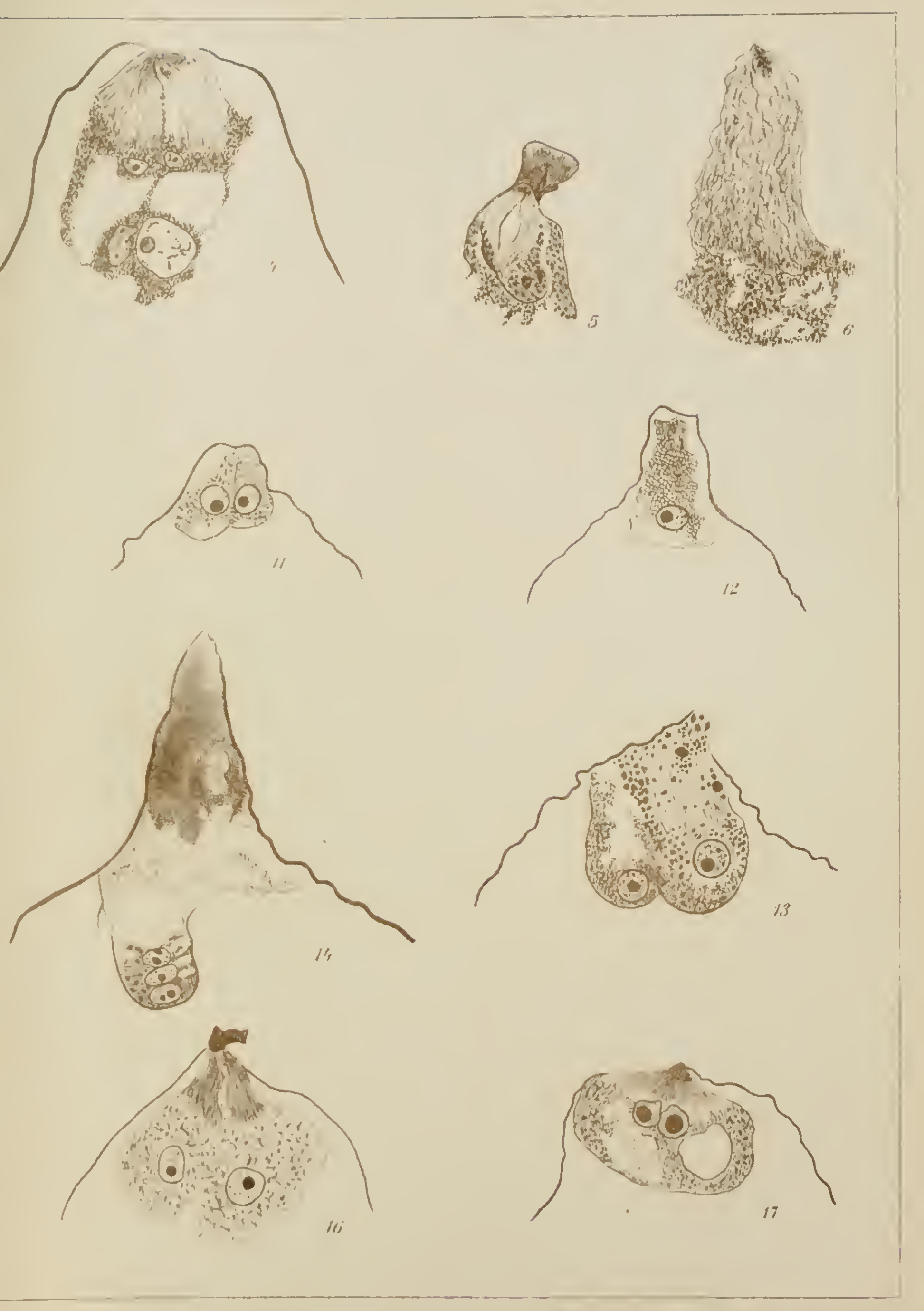
Fig. 4. Thalictrum purpurascens Ei (soeben befruchtet), Synergiden $^5/_{1000}$ mm. Seibert: Oc. 1; Obj. $^1/_{16}$ Oel-Immersion.

Fig. 5. Torenia asiatica. Synergiden (schiefer Schnitt). Am Scheitel des Fadenapparates der Pollenschlauch. $^5/_{1000}$ mm. Seibert: Oc. 1; Obj. $^1/_{16}$ Oel-Immersion.

Fig. 6. Gladiolus segetum. Synergiden $^{2}/_{1000}$ mm. Leitz: Oc. 3; Obj. 7.
Fig. 7. Santalum album. Synergiden und Ei $^{2}/_{1000}$ mm. Leitz: Oc. 3; Obj. 7.
Fig. 8. Ornithogalum nutans. Synergiden $^{2}/_{1000}$ mm. Leitz: Oc. 3; Obj. 7.
Fig. 9. Gladiolus segetum. Synergiden im Querschnitt. $^{3}/_{1000}$ mm. Leitz: Oc. 3; Obj. $^{1}/_{16}$ Oel-Immersion.
Fig. 10. Gladiolus segetum. Ei und Synergide. Am Scheitel der Pollenschlauch. $^{5}/_{1000}$ mm. Seibert: Oc. 1; Obj. 7.
Fig. 11. Gladiolus segetum. Synergiden, sehr jung. $^{5}/_{1000}$ mm. Seibert: Oc. 1: Obj. 7.
Fig. 12. Gladiolus segetum. Synergiden. Beginn der Umwandlung. $^{2}/_{1000}$ mm. Seibert: Oc. 1; Obj. 7.
Fig. 13. Gladiolus segetum. Ei und Synergide. $^{5}/_{1000}$ mm. Seibert: Oc. 1; Obj. 7.
Fig. 14. Gladiolus segetum. Embryo, darüber der verquollene Fadenapparat. $^{5}/_{1000}$ mm. Seibert: Oc. 1; Obj. 7.
Fig. 15. Thalictrum purpurascens. Synergiden. Ei und Endospermkern. $^{5}/_{1000}$ mm. Seibert: Oc. 1; Obj. $^{1}/_{16}$ Oel-Immersion.
Fig. 16. Torenia asiatica. Synergiden. $^{5}/_{1000}$ mm. Seibert: Oc. 1: Obj. $^{1}/_{16}$ Oel-Immersion.
Fig. 17. Thalictrum majus. Synergiden. $^{5}/_{1000}$ mm. Seibert: Oc. 1: Obj. $^{1}/_{16}$ Oel-Immersion.



Habermann gez.



Verlag und Druck von C. Heinrich, Dresden-N.

